BAU UND LEBEN

UNSERER

WALDBÄUME.

VON

Moritz
DR. M. BÜSGEN,
PROFESSOR AN DER GROSSHERZOGLICH SÄCHSISCHEN FORSTLEHRANSTALT
IN EISENACH.

MIT 100 ABBILDUNGEN.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1897.

Vorwort.

In der vorliegenden Arbeit ist versucht, denjenigen, welche dem Leben der Bäume ein eingehenderes Studium zu widmen wünschen, eine kurze Darstellung der interessantesten Fragen zu bieten, welche die Botanik auf diesem Felde in der jüngsten Zeit behandelt hat. Ich hoffe damit Botanikern und Forstmännern die Orientierung zu erleichtern, aber auch nicht fachmännisch gebildeten Freunden unserer Wälder einen erwünschten Einblick in deren Leben und Weben zu verschaffen.

Eisenach, im Oktober 1897. **M. Büsgen.**

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Kapitel IV.

Eigenschaften und Lebensthätigkeit der Bildungsgewebe des Baumes.

Kapitel V.

Die Elemente des Holzkörpers der Bäume.

Kapitel VI.

Die Baumrinde.

Kapitel VII.

Der Jahresring.

Kapitel VIII.

Holzgewicht und Holzstruktur.

Kapitel IX.

Die Verkernung.

Kapitel X.

Die Laubblätter.

Kapitel XI.

Die Wurzel und ihre Thätigkeit.

Kapitel XII.

Die Wasserversorgung des Baumes.

Kapitel XIII.

Herkunft und Bedeutung der mineralischen Nährstoffe der Bäume.

Kapitel XIV.

Stoffwandelung und -wanderung im Baumkörper.

Kapitel XV.

Einiges über Blühen, Fruchten und Keimen der Bäume.

Erläuterungen und Berichtigungen.

Unter den Abbildungen, bei deren Herstellung mich Herr Werner, zur Zeit Studierender an der Eisenacher Forstlehranstalt, in dankenswerter Weise unterstützte, sind die mit der Bezeichnung B.L. versehenen dem Lehrbuche der Botanik von Strasburger, Noll, Schenk und Schimper entnommen. Ebenso die Figg. 40, 46, 47. Fig. 65 wurde durch ein Versehen der Druckerei falsch orientiert. Die Figur muss um 180° gedreht werden. Ferner ist in der Knospentabelle auf p. 51 bei Juglans zu lesen „Mark gefächert“ statt „Mark gefärbt“. Auf p. 138 bitte ich Satz 2 und 3 von oben zu streichen. Die auf p. 18 citierte Arbeit von Delbrouck ist eine 1873 erschienene Bonner Inauguraldissertation: Über Stacheln und Dornen.

Kapitel I.

Die winterliche Tracht des Baumes.

Der hervorstechendste Zug im Antlitz unserer winterlichen Vegetation ist das unbedingte Vorherrschen holziger Gebilde unter den Pflanzenresten, welche es wagen dürfen, über der Erdoberfläche den Unbilden der Jahreszeit zu trotzen. Nicht, dass krautige Pflanzenteile völlig fehlten. Manches Exemplar des roten Bienensaug, manches Gänseblümchen, Veilchenblätter, Gartensteinbrech verharren lebend über der Erde, aber sie alle erheben sich nicht viel über den Boden und sind in der gefährlichsten Zeit von der schützenden Schneedecke eingehüllt. Weiter oben erinnern nur die saftarmen, lederigen Blätter des Epheu und die harten Nadeln der Koniferen an den grünen Schmuck der sommerlichen Vegetation; verschwunden aber ist alles, was mit einigermassen wasserreichen Geweben begabt war, was dem Vertrocknen leicht anheimfallen konnte oder einem Zerbrechen keinen Widerstand zu leisten vermocht hätte.

Vier Faktoren sind es wesentlich, welche die oberirdische Existenz von Pflanzenteilen im Winter gefährden, Kälte, Trockenheit, mechanischer Druck von anhängendem Schnee und Eis und der gesteigerte Nahrungsmangel der Tierwelt.

Die drei ersten machen die herbstliche Entlaubung den Bäumen zum Bedürfnis. Bis tief in den Dezember hinein vermögen die Wurzeln zu arbeiten und dem Baume Wasser zuzuführen; dringt aber erst die Kälte weiter in den Boden, so hört dies auf, da, abgesehen vom Frost, blosse Temperaturerniedrigung schon die Absorptionsthätigkeit der Wurzeln herabsetzt, und nun sind alle Zellen dem Untergange geweiht, deren Haushalt auf das Vorhandensein grösserer Wassermengen in ihrem Innern eingerichtet ist. Ob es einen eigentlichen Frosttod, d. h. einen Tod durch Kälte allein bei unseren Bäumen gibt, ist zweifelhaft. Das aber wissen wir, dass die Kälte dadurch verderblich wird, dass sie sich mit der fortdauernden Verdunstung darin vereinigt, dem Pflanzenkörper Wasser zu entziehen. Nur schwer erstarrt der Leib der Zelle unter dem Einflusse niederer Temperatur; aber der Frost treibt Wasser aus ihm heraus und lässt dieses dann gefrieren. Der Einwirkung der lebenden Substanz entzogen, verdunstet solches Eis wie jedes andere und Tod durch Austrocknung wird der Zellen Los, soweit nicht die schützende Schneedecke oder besondere Einrichtungen gegen das Vertrocknen jenen Prozessen Einhalt thun.

Die Zellen der holzigen Pflanzenteile, der Baumstämme und Aeste, sind — soweit sie überhaupt leben — durch ihre Bedürfnislosigkeit dem Wasser gegenüber und einen namentlich im Winter hervortretenden Gehalt an Oel, welches das Erstarren des Wassers verzögert, endlich durch den gegen Verdunstung schützenden Kork- oder Borkenmantel, selbst gegen hohe Kältegrade gefeit. In der That hat man Temperaturen von —20° und mehr im Inneren von Baumstämmen beobachtet, ohne dass sie Schädigung im Gefolge gehabt hätten, und in der Polarzone vertragen die über den Schnee hervortretenden Stämme der Holzpflanzen selbst —40 bis —47°. Unter den Baumblättern aber besitzen entsprechende Schutzeinrichtungen nur die der Koniferen, deren lederige Beschaffenheit auf einer sehr festen, gegen Trocknis schützenden Oberhaut beruht. Auch ihre Nadelform ist nicht bedeutungslos. Breite Laubblätter brächten im Winter dem Baum nur Schaden. Abgesehen von ihrer Verdunstungsthätigkeit, welche dem Stamm nutzlos unersetzliches Wasser entziehen würde, könnten die Aeste die unausbleiblichen Schneeansammlungen und die schweren Eiskrusten, mit welchen kalte Nebel im Winter hängen gebliebene Blätter überziehen, nicht ertragen; sind Duftanhang und Schneedruck doch schon in unseren Nadelwäldern, trotz der günstigeren Blattgestalten, schlimme Gäste.

Das Abfallen der Baumblätter erscheint unter diesen Umständen nicht als ein krankhafter Prozess, als eine Schädigung des Baumes, sondern als ein nützlicher normaler physiologischer Vorgang.

Der vierte Faktor der winterlichen Unbill, die gesteigerte Not der Tierwelt, erfordert Anpassungen im selben Sinne wie die schon besprochenen. Saftige, leicht zu zerbeissende Pflanzenteile, die im Sommer ihres Geschmackes wegen verschmäht werden, würden im Winter, bei geringerer Auswahl, willkommene Leckerbissen sein, und so erscheint es auch von diesem Gesichtspunkte aus praktisch, dass das Pflanzenleben sich in harte, holzige Gebilde zurückzieht. Dem Farbe und Bewegung verlangenden Blicke erscheinen die nackten starren Aeste der winterlichen Holzpflanzen reizlos; desto mehr Befriedigung bieten sie dem, der ihre Formen zu ergründen sucht, der sie als Bauwerke zu betrachten weiss, deren architektonische Gliederung wohl der Aufmerksamkeit wert ist. Unverhüllt durch das grüne Gewand stellen sich ihm die Grössenverhältnisse und die Anordnung der einzelnen Baustücke dar, und bald gelingt es ihm, hierin Gesetzmässigkeiten zu entdecken, welche einem jeden Baumskelett einen seiner Art eigentümlichen Charakter, eine besondere Tracht, verleihen.

Die architektonischen Einheiten, aus welchen Baum und Strauch sich aufbauen, sind die Jahrestriebe: beblätterte Sprosse oder Achsen, deren jede aus einer Knospe hervorgegangen im Laufe eines Sommers sich entwickelt und nach Bildung neuer Blätter und Knospen im Herbst in den Ruhezustand eintritt. Ihre genauere Betrachtung bildet die Grundlage für das Verständnis der Baumgestalt.

1. Die Grenzen der Jahrestriebe.

Sprosse und Wurzeln verlängern sich durch Spitzenwachstum. Wie eine Mauer dadurch sich erhebt, dass ein Stein auf den anderen gesetzt wird, wachsen sie durch Zellvermehrung und Zellvergrösserung an ihrem vorderen Ende, während die aus dem ersten Jugendzustande herausgetretenen Teile die einmal erreichte Länge zeitlebens beibehalten. So verlängern sich unsere Holzgewächse jährlich durch Zusatz neuer Triebe an den Spitzen

ihrer Aeste und so wächst auch der einzelne neue Trieb durch Bildung und Ausdehnung spitzenständiger Gewebemassen.

Bei den meisten unserer einheimischen Holzpflanzen besitzt jeder Jahrestrieb infolge der Art seines Anschlusses an seinen Vorgänger eine ausgesprochene Individualität. Das Wachstum der Triebe steht im Herbste nicht einfach still, um im nächsten Jahre in derselben Weise wie früher wieder aufgenommen zu werden. Alle schliessen entweder mit einer schon im verflossenen Sommer wohl vorbereiteten und mit besonderen Einrichtungen für den Winter geschützten Endknospe ab oder ihre Spitze geht zu Grunde und dann entsprosst die nächstjährige Fortsetzung einer tiefer stehenden Seitenknospe.

Eine entwickelungsfähige Endknospe bilden unsere Nadelhölzer, die Ahornarten und oft, wenn auch nicht ausnahmslos, Rotbuchen und Eichen. Merkwürdigerweise aber tritt bei den meisten unserer Bäume in der Regel der zweite Fall ein. So bei den Birken, Aspen, Haseln, Ulmen, Weiden, Linden, den Prunusarten, Hainbuchen und nicht selten bei Rotbuchen und Eichen. Der Verlust der Triebspitze erfolgt bei diesen Gewächsen ohne erkennbaren äusseren Anlass in der Weise, dass sie aufhört, sich zu verlängern und zu verdicken, um schliesslich zu vertrocknen und abzufallen oder als wenige Millimeter langes holziges Spitzchen noch eine Zeitlang neben dem der obersten Seitenknospe entsprossten Ersatztriebe stehen zu bleiben. Im folgenden Jahre erkennt man kaum noch, dass dieser Ersatztrieb nicht der Endknospe entstammt, denn es ist Regel, dass er sich in die gerade Fortsetzung des Muttersprosses stellt, so dass dessen abgestorbenes Ende, wie bei der Birke als sein seitliches Anhängsel erscheint (s. Fig. 1). Bei der Linde macht es sich nur durch eine Narbe neben der an den Zweiggipfel gerückten obersten Seitenknospe bemerklich.



Fig. 1. Jahrestriebendigung der Birke. In *a* ist der seltene Fall eines Jahrestriebes mit entwickelter Endknospe dargestellt. In *b* ist die Triebspitze *x* schwach geblieben und im Absterben begriffen. Die oberste Seitenknospe *xx* würde den Spross im nächsten Jahre fortgesetzt haben. *c* zeigt eine aus mehreren Jahrestrieben bestehende Sprosskette. Jeder der Jahrestriebe endigt mit einem holzig gewordenen Spitzchen, entsprechend *x* in *b*.

Bedeutungsvoller für den Aufbau des Ganzen ist das Absterben der Gipfelknospe bei Holzgewächsen, deren Seitenknospen paarweise einander gegenüber stehen, wie bei den Syringen, dem Kreuzdorn, dem Holunder. Hier entwickeln sich oft die beiden obersten Seitensprosse gleichzeitig und gleichmässig, so dass eine Gabelung entsteht, während die Mutterachse überhaupt keine direkte Fortsetzung erfährt.

Als nächsten Grund für das Absterben der Triebspitzen haben wir in den angeführten Fällen die siegreiche Konkurrenz der obersten Blätter mit dem Sprossgipfel im Kampfe um das aus den älteren Sprossteilen zuströmende Wasser anzusehen, wie daraus hervorgeht, dass, wie Wiesner [1]) angibt, bei lang andauerndem Regen das verkümmernde Sprossende sich häufig er-

[1]) Der absteigende Wasserstrom und dessen physiologische Bedeutung. Bot. Ztg. 1889. 1.

holt und neue Blätter erzeugt. Nach demselben Forscher lässt sich durch Regulierung der Transpiration das Abwerfen des Terminaltriebes ebensowohl beschleunigen als verzögern, ja unter Umständen ganz hintanhalten. Uebrigens tritt auch die oberste Seitenknospe mit der Gipfelknospe in Konkurrenz. Denn man kann durch frühzeitige Entfernung der ersteren, z. B. bei Linden und Syringen, die Triebspitze zur Weiterentwickelung veranlassen. Das merkwürdigste bei dem ganzen Vorgang ist, dass der aus einer Seitenknospe hervorgegangene Ersatztrieb, der doch bei Erhaltung des echten Gipfelsprosses eine seitliche Richtung eingeschlagen hätte, die Stellung des Gipfeltriebes einnimmt. Dieses Einrücken eines Seitensprosses in Gipfelstellung geschieht auch, wenn der ursprüngliche Gipfelspross gewaltsam, durch Sturm, Schneedruck oder Wildverbiss verloren geht. Einer oder mehrere der obersten Seitensprosse richten sich dann auf und bilden die bayonnetförmigen oder kronleuchterartigen Wipfel, die besonders bei Nadelhölzern gefunden werden.

Erwähnt sei noch, dass der Abschluss eines Jahrestriebes ohne zur Weiterentwickelung fähige Gipfelknospe oft durch die Bildung von Blütenständen eintritt, welche bei unseren Holzgewächsen stets das Ende einer Achse bilden, und nur selten, wie die Zapfen der Lärche, durchwachsen werden. Robinien, Maulbeerbäume und andere in südlicheren Gegenden heimische Holzpflanzen endlich erfahren bei uns nicht selten eine gewaltsame Beendigung der Triebe durch die Fröste des Spätherbstes. Doch kommt auch bei ihnen ein freiwilliges Absterben der Spitzen bereits im September vor.

Die Grenzen zwischen den einzelnen aufeinanderfolgenden Jahrestrieben einer Sprosskette sind gewöhnlich durch die Gruppen ringförmiger Narben bezeichnet, welche die abfallenden Knospenschuppen hinterlassen. Aber auch wo dies nicht der Fall ist, wie bei dem wolligen Schneeball, bietet die Oberflächenbeschaffenheit der Sprosse Merkmale zur Unterscheidung der Triebgenerationen, da sie durch Kork- und Borkenbildung oder durch Ansatz von Flechten und anderen Unreinigkeiten fortgesetzten Veränderungen unterworfen ist. Die Ansatzstellen der Knospenschuppen sind oft nach Jahren an bereits stark verdickten Aesten noch kenntlich, da sie zum Ausgangspunkt der Bildung von Rindenwülsten werden können.

2. Anordnung der Knospen am Jahrestrieb.

Vergleicht man die Jahrestriebe verschiedener Bäume miteinander, so fällt, abgesehen von ihrer wechselnden Länge und Stärke, vor allem die charakteristische Anordnung der Knospen ins Auge. Immer finden sich dieselben in unmittelbarer Nähe einer Blattnarbe und zwar direkt über oder über und neben derselben, so dass ihre Stellung am Sprosse mit der der Blätter nahe übereinkommt.

Stehen die Knospen eines Triebes alle auf verschiedenen Höhen desselben (Buche, Hainbuche, Linde, Weide, Erle), so nennt man sie zerstreut, finden sich ihrer zwei oder mehrere auf demselben Niveau einander gegenübergestellt, so werden sie als gegenständig oder quirlig bezeichnet (Ahornarten, Syringe, Esche, Rosskastanie, Schneeball u. a., vergl. die Tabelle des Kap. III). Zerstreute Knospen können weiter in einer Spirallinie angeordnet sein oder auf 2 gegenüberliegenden Seiten des Sprosses je eine Längslinie bilden. Damit sind die spiralige und die zweizeilige (Buche, Hainbuche, Linde) Knospenstellung gegeben. Gegenständige Knospen treten in der Regel

in vier Zeilen auf, d. h. je 2 aufeinander folgende Knospenpaare kreuzen sich. An den zweizeilig gestellten Knospen der Buchen, Linden, Ulmen u. a. fällt es auf, dass dieselben seitlich gegen die zugehörige Blattnarbe verschoben sind, so dass man an den betreffenden Zweigen einen Unterschied zwischen einer Rücken- und einer Bauchseite machen kann (s. Fig. 2). Keimlinge der Buche zeigen die Erscheinung noch nicht. Hier stehen die kleinen Knospen in der Achsel der Keimblätter und der beiden ersten fast gegenständigen Laubblätter gerade über den Ansatzstellen oder Narben der genannten Organe. So lange keine weiteren Blätter und Knospen vorhanden sind, erscheint das Bäumchen ringsum gleichmässig organisiert; man nimmt keinen Unterschied zwischen einer Bauch- und Rückenseite an ihm wahr. Die späteren Knospen aber pflegen nach der Oberseite der Seitensprosse und der stets etwas geneigten Hauptsprosse hin aus der Blattachsel herauszurücken, woraus sich bei der zweizeiligen Knospenstellung ein derartiger Unterschied ergibt. Kny (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde, 1876, Bot. Ztg. 1877, p. 118) beobachtete die zenithwärts gerichtete Verschiebung der Achselknospen an den Seitenzweigen einer grossen Anzahl von Holzgewächsen, unter welchen Carpinus betulus u. a. Carpinusarten, Corylus Avellana und Colurna, mehrere Arten Ulmus, sämtliche bei uns damals (1877) kultivierten Linden, mehrere Eichen und die essbare Kastanie (C. sativa Mill.) sich befinden. Bei den Juglandeen sah er, entgegen früheren Arbeiten, die Erscheinung nicht. Was wir über die Gründe des Auftretens der einen oder der anderen Knospen- und Blattstellung wissen, soll in einem anderen Kapitel mitgeteilt werden. Jedenfalls steht fest, dass gerade sie oft zu den beständigsten Merkmalen der verschiedenen Pflanzenarten gehört. Namentlich gilt dies von der gekreuzten Stellung der Ahornarten u. a., die wohl niemals in spiralige oder zweizeilige übergeht, während die zweizeilige Knospenstellung z. B. bei Buchen, Birken und Ulmen spiralig werden kann. Auch bei den Hainbuchen sind Abweichungen in die Spirale häufig und aufrechte Haseltriebe weisen ganz gewöhnlich Spiralstellungen auf. Von Spiralstellungen sind theoretisch natürlich ausserordentlich viele von wechselnder Steilheit möglich. In Wirklichkeit aber findet man besonders häufig nur zwei, welche man als $^2/_5$ und $^3/_8$ Stellung bezeichnet. Man erhält jene Brüche, wenn man von irgend einer Knospe anfangend eine Linie zur nächstfolgenden, von da zur übernächsten u. s. w. zieht, bis man zu einer Knospe gelangt, welche wieder vertikal über der Anfangsknospe steht. Die Zahl der Knospen, welche die Linie, die vertikal über der ersten stehende ausgenommen, berührt, macht man zum Nenner, die Zahl der Windungen der Linie um den Spross herum zum Zähler. Knospenstellung $^2/_5$ bedeutet demnach, dass die Knospen in einer Spirallinie angeordnet sind, welche so beschaffen ist, dass man, um von einer gegebenen Knospe über alle zwischenliegenden zu der nächsten vertikal über ihr stehenden zu gelangen, zweimal um den Spross herumgehen muss und dabei 5 Knospen passiert. Auch $^1/_3$ Spiralen sind nicht selten, mitunter am selben Spross mit $^2/_5$ Spiralen wechselnd. Die Anordnung der Schuppen eines Tannenzapfens spricht der Bruch $^8/_{21}$ aus. Er repräsentiert eine sehr flache, nur ganz allmählich aufsteigende Spirale, die nicht mit den steilen Spiralen, in welchen die Schuppen dem Auge sich angeordnet zeigen, übereinstimmt.

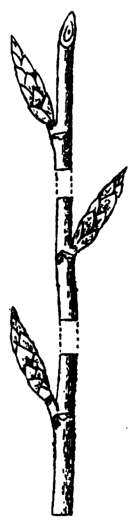


Fig. 2. Langtrieb der Rotbuche von der Unterseite gesehen. Die Knospen erscheinen den Blattachseln gegenüber nach der Rückenseite des Zweiges hin verschoben.

Von diesen letzteren umfasst eine jede nur einen Teil der Schuppen. Man kann aber aus ihnen die alle Schuppen einschliessende „Grundspirale“ durch einfache Ueberlegungen herausfinden.

3. Absolute Länge der Jahrestriebe und ihrer Stockwerke. Johannistrieb.

Die absolute Länge der Jahrestriebe der Bäume schwankt zwischen sehr weiten Grenzen. Hier kommen alle Zwischenstufen von Millimeterlänge bis zu Meterlänge und mehr vor, je nach den äusseren Umständen, der Art und dem Alter der Pflanzen. Von der absoluten Länge des jährlichen Gipfeltriebes hängt der Grad und die Geschwindigkeit des Höhenwuchses der Bäume ab, von dem Verhältnisse jener Länge zu der der Seitentriebe zum grossen Teile ihre Tracht.

Die Praxis macht einen Unterschied zwischen schnellwüchsigen und langsamwüchsigen Holzarten, der hauptsächlich im Jugendstadium hervortritt. So erzeugt die Lärche oft schon im zweiten Jahre einen Gipfeltrieb von 0,3 m Länge, im folgenden einen von 0,5 m und so fort. Sie ist eine sehr raschwüchsige Holzart. Die Tanne dagegen treibt im zweiten Jahre nur einen Spross von etwa 1–3 cm Länge und erhebt sich auch in den folgenden Jahren nur wenig über ihre Umgebung. Ebenso zeigen die Buchen bis zum 20.—25. Jahre eine nur langsame Längenzunahme.

Wir verstehen diese Unterschiede, wenn wir sie zu dem Lichtbedürfnis der betreffenden Pflanzen in Beziehung setzen. Die Lärche und andere ihr sich anschliessende raschwüchsige Holzarten, wie die Birke (Gipfeltrieb des zweiten Jahres bis 0,6 m), Erle, Aspe, Esche, Kiefer ertragen schlecht die Beschattung durch überschirmende Nachbargewächse; sie bedürfen des raschen Jugendwuchses, um über solche hinaus an das Licht zu gelangen. Die in der Jugend langsam in die Höhe wachsenden Holzarten (ausser Tanne und Buche, auch Hainbuche, Linde, Fichte) sind gegen Beschattung weniger empfindlich. Ihnen eilt es nicht, ungeschmälerten Lichtgenuss zu erreichen. Dafür gewährt ihnen der Schatten, in welchem sie gedeihen und den sie selbst infolge ihrer strauchigen Ausbreitung werfen, einen Schutz gegen allzugrosse Konkurrenz seitens der Forstunkräuter, indem er deren Aufkommen in engen Grenzen hält. Gleich hier sei bemerkt, dass die lichtliebenden Holzarten in späteren Jahren sich durch lichte Kronen auszeichnen und dass ihr Lichtbedürfnis durch den Standort beeinflusst wird. Es äussert sich am stärksten auf schlechteren Standorten, während es auf besseren, bei der Stieleiche z. B. auf tiefgründigen, kräftigen Aueböden (Hempel und Wilhelm, Bäume und Sträucher etc.) wesentlich herabsinken kann.

Als allgemeines Gesetz für den Höhenwuchs der Bäume gilt, dass sie eine Reihe von Jahren hindurch immer längere Jahrestriebe entwickeln, in einem gewissen Alter aber ein Maximum des Höhenwuchses erreichen und von da an immer kürzer werdende Triebe erzeugen. Ein gleicher Wachstumsrythmus findet sich im Leben aller höheren Pflanzen und wird als die grosse Periode ihres Wachstums bezeichnet. Jenes Maximum hat für die verschiedenen Bäume verschiedene Werte und fällt in verschiedene Altersperioden. Bei der Kiefer z. B. werden die längsten Gipfeltriebe, je nach dem Standorte von 17—52 cm, im 15. bis 30. Jahre gebildet, bei der Fichte von 28—60 cm im 21. bis 50., bei der Tanne von 24—50 cm im 20. bis 85. Lebensjahre. Die Buche erreicht das Maximum des Höhenwachstums etwa zwischen 25 und 45 Jahren und bildet dabei Jahrestriebe von 30

bis 65 cm Länge. Zur Illustration der gesamten grossen Periode einiger Baumarten mag folgende Tabelle nach R. Hartig dienen, deren Zahlen ich wie die obigen dem Lehrbuche der Forsteinrichtung von R. Weber (Berlin 1891) entnehme.

Gang des laufend-jährlichen Höhenwachstums nach R. Hartig.

Alter	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100	110	120	130	140
Holzart	Laufend-jährlicher Zuwachs in Millimetern.													
Kiefer	376	440	534	408	314	251	251	157	157	157	126	63		
Fichte	188	459	520	451	459	289	232	173	170	119	50			
Buche	282	471	376	376	376	345	157	126	126	110	78	63	3	

(Die Maximalzahlen sind unterstrichen.)

Nach Weber ist die Gesetzmässigkeit der Höhenentwickelung bei den verschiedenen Holzarten so gross, dass man bei gegebener Maximalhöhe die ganze Wachstumsgeschichte eines Baumes, abgesehen von dem Jugendstadium, nach rückwärts mathematisch darstellen kann. Man erkennt aus den entsprechenden Kurven Webers sehr gut, wie die jährliche Längenzunahme des Baumes von einem gewissen Momente ab mit steigender Höhe desselben immer kleiner wird, eine Erscheinung deren Erklärung Weber nicht, wie man erwartet, im Alter, sondern namentlich in den Hindernissen sucht, welche sich bei zunehmender Baumhöhe der Wasserbeförderung aus dem Boden zu den jungen Trieben in wachsendem Masse entgegenstellen. Auch die Thatsache, dass Trockenheit der Luft, windige Lage etc. das Höhenwachstum vermindern, während Alles, was die Verdunstung herabdrückt, begünstigend darauf einwirkt, erscheint ihm als Folge durch jene Umstände bewirkter Veränderungen des zur Wasserversorgung notwendigen Arbeitsaufwandes. Im übrigen nimmt die Wuchskraft der Bäume eines Bestandes ab mit der Abnahme der Standortsgüte und der Zunahme der Stammzahl pro Hektar. Von der Korrelation, welche zwischen Dicken- und Längenwachstum besteht, wird später die Rede sein. Stock- und Wurzelausschläge zeigen allgemein ihren grössten Längenzuwachs im ersten oder den ersten paar Jahren. Hier fallen die oben erwähnten Unterschiede der jugendlichen Stadien ganz weg, weil die jungen Lohden sofort in den Besitz eines ausgebildeten Wurzelsystems und der Reservestoffe des Stockes resp. der Mutterwurzel treten und somit gleich in den Ernährungsbedingungen älterer Bäume sich befinden.

Die Längenabnahme der Sprosse von einem gewissen Alter ab ist für die Tracht der Baumkronen von grosser Bedeutung. So lange die Bildung kräftiger Langtriebe vorherrscht, erscheint die Krone nicht recht geschlossen. Sie geht nach oben in einzelne starre Aeste auseinander. Ueberwiegt später die Bildung der Kurztriebe, so wächst der Gesamtumfang der Krone mehr gleichmässig und die Lücken zwischen den langen Haupttrieben werden geschlossen. Es tritt die „Abwölbung“ der Krone ein.

Kehren wir vom ganzen Baume zur Betrachtung des einzelnen Jahrestriebes zurück.

Die Abstände der Knospen eines Jahrestriebes untereinander sind in den mittleren Regionen desselben oft recht gleichmässig; ganz allgemein aber

gilt die Regel, dass die untersten Knospen sehr rasch aufeinanderfolgen, dann ihre Entfernung wächst, um schliesslich nach der Spitze des Triebes hin wieder abzunehmen. Bei manchen Pflanzen — so der Stieleiche (s. Fig. 3) — häufen sich die Knospen am Sprossende besonders auffallend. Jene Regel zeigt eine Wiederholung der grossen Periode des ganzen Baumes am einzelnen Jahrestrieb. Sie ist der Ausdruck eines für jeden Trieb wie für jede Wurzel, ja für jede einzelne Zelle gültigen Gesetzes, dass das betreffende Gebilde langsam zu wachsen anfängt, dann rasch ein Maximum der Längenentwickelung erreicht, dem ebenfalls ein rasches oder ein mehr allmähliches Erlöschen des Wachstums folgt. Auf diese Weise geschieht es, dass die Seitenknospen, welche an den jungen Triebspitzen dicht aneinandergedrängt angelegt werden, später verschieden weit auseinanderrücken. Anfänglich, so lange der Trieb sich nur langsam verlängert, entfernen sie sich nur wenig von einander, in der Zeit raschesten Wachstums weit und gegen den Herbst hin wieder um nur geringe Strecken. Die zwischen die Ansatzstellen der Knospen eingeschobenen knospenlosen Sprossstücke nennt man Internodien oder Stockwerke, die Stellen, an welchen die Knospen und Blätter angesetzt sind, Knoten; ein nicht unpassend gewählter Ausdruck, da häufig an den bezeichneten Orten wirklich eine knotige Anschwellung der Sprosse sich findet. Die nachfolgenden Zahlenreihen mögen das erwähnte Verhalten illustrieren. Sie enthalten in Millimetern die Längen aufeinanderfolgender Internodien von Trieben verschiedener Holzpflanzen, von unten anfangend. (Die sehr kurzen untersten Internodien nicht überall angegeben.)

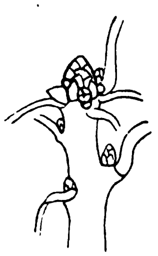


Fig. 3. Knospenhäufung an der Triebspitze der Stieleiche (*Quercus pedunculata*.)

Carpinus betulus	I 2, 4, 10, 18, 25, 36, 40, **45**, **45**, 35, 30, 34, 34, 30, 25, 15.
	II 7, 29, 34, 34, 50, 56, **65**, 50, 55, 50, 50, 52, 42, 45, 40, 18, 45, 5.
Quercus sessiliflora	I 1, 1, 1, 6, 9, **18**, 11, 8, 4.
	II 0.5, 1, 4, 7, 8, 12, 12, 12, **17**, 12, 12.5, 12, 3.
Crataegus oxyacantha	1, 2, 5, 10, 15, **19**, 17, 15, 4.
Corylus Avellana	75, 55, 52, 45, 45, 40, 40, 40, 35, 35, 13, 3.
Sambucus racemosa	I 5, 10, 20, 60.
	II 2, 5, 18, 78, **145**, 135, 125, 45.
	III 3, 10, 35, 85, **120**, 95
Prunus Padus	4, 5, 6, 6, 6, 6, **7. 5**, 6.5, 6.5.
Acer platanoides	4, 4.5, 14.5, **19**, 16, 15, 14.5, 10.5, **4**, **2.5**, 11.5, **12**, 11.5, 10, 8, 5, 2.5.

Die Zahlenreihen zeigen allgemein ein Ansteigen der Internodienlänge im Frühjahr und ein oft plötzliches Absinken im Herbst. Bei dem Spitzahorn z. B. finden wir ausserdem ein Nachlassen des Wachstums inmitten der Vegetationsperiode. Die Internodienlänge sinkt von dem Maximum 19 Millimeter allmählich auf 2.5 Millimeter, um dann vor dem definitiven Absinken wieder auf 12 Millimeter anzusteigen. Gleichzeitig werden auch kleinere Blätter mit stark verbreitertem Blattgrund gebildet, welche Zwischenbildungen zwischen gewöhnlichem Laub und Knospenschuppen darstellen (s. Fig. 4); ja nicht selten erfolgt mitten im Sommer Abschluss des Sprosses durch eine echte Knospe, welche dann aber bald wieder austreibt. Es ist dies die Erscheinung des Johannistriebes, welche gelegentlich bei allen Holzgewächsen vorkommen kann, besonders häufig aber bei Eichen und Buchen zur Beobachtung gelangt. Die Johannistriebe der Eiche sind recht kräftig,

ja stärker als die Maitriebe, und R. Hartig gibt an, dass sie im Eichenniederwalde selbst sich auch verzweigen. Die Johannistriebe der Buche dagegen pflegen schwächer zu sein und zeichnen sich durch starke Behaarung und eine Ueberzahl von Knospen aus, deren oft mehrere übereinander in einer Blattachsel stehen. Auch bei den Syringen fand ich bei gleichzeitigem unveränderten Fortwachsen anderer Zweige Mitte Juli zahlreiche Sommertriebe, welche mit vier braunen Schuppen begannen. Andere Pflanzen, der Pfeifenstrauch (*Philadelphus coronarius*), die Cornelkirsche (*Cornus mas*), Massholder (*Acer campestre*), *Lonicera tatarica* hatten am 23. Juli ihr Triebwachstum bereits definitiv unter Bildung einer Winterknospe eingestellt.

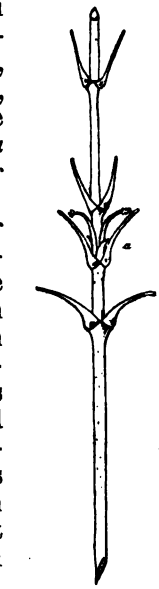


Fig. 4. Spross des Spitzahorn (*Acer platanoides*). Die Länge der Stockwerke nimmt nach *a* hin ab, dann wieder zu. Bei *a* Zwischenbildungen zwischen Laubblättern und Knospenschuppen.

Ueber die Ursachen der Johannistriebbildung sind wir noch nicht genügend unterrichtet. Man hat sie mit dem Aufbrechen von Winterknospen im Spätsommer mancher Jahre (zweite Blüte der Rosskastanie und der Obstbäume) zusammen gestellt und einen trockenen Sommer mit nachfolgendem Regen als begünstigende Vorbedingung angesehen. Bei beiden Vorkommnissen wirken aber auch erbliche Anlagen mit, so dass Nobbe [1]) mehrfach im selben Jahre wiederholtes Blühen und Fruchten bei einem Birnbaume für drei Generationen nachweisen konnte. Warum die Vegetationsthätigkeit inmitten des Sommers erlahmt oder ganz erlischt, um dann wieder von neuem zu beginnen, wissen wir nicht. Möglicherweise spielt die Wasserversorgung oder der Kampf ums Wasser zwischen den fertigen Blättern und den Sprossspitzen dabei eine Rolle. Erwähnenswert ist indessen auch die Beobachtung Wiesners [2]), wonach die Beendigung des Zweigwachstums durch Schluss der Endknospe an Schattensprossen früher eintritt, als an Lichtsprossen. Wiesner schliesst daraus, dass die mit der Belaubung zunehmende Beschattung wohl auch Einfluss auf den sommerlichen Knospenschluss haben könne. Uebrigens ist nicht jedes Schwanken in der Internodienlänge auf eine einmalige sommerliche Wachstumshemmung zurückzuführen. Es können ganz unregelmässig mehrere kürzere mit längeren Internodien wechseln, wie die folgenden auf eine Spirstaude (*Spiraea sp.*) bezüglichen Zahlen (Centimeter) lehren:

I. 9, 8.5, 2.5, 7.5, 8, 3.5, 7, 3.5, 4.5, 3, 4, 5.5, 3.5, 4.5, 6, 3.5, 4.5, ...

II. —, 10.5, 10.5, 13, 9, 7.5, 5.5, 5.5, 3.5, 4, 3.5, 3.5, 6, 5.5, 6.5, 2.5 (verletzt), 5.5, 4.5 . . . . .

Nicht zu verwechseln mit Johannistrieben sind natürlich die Sprosse, welche infolge von Verletzungen des Sprossgipfels aus den ihm am nächsten stehenden Knospen sich auch dann noch entwickeln können, wenn die normale Sprossbildung bereits aufgehört hat.

4. Anzahl der Knospen eines Jahrestriebes.

Die Anzahl der Knospen eines Jahrestriebs richtet sich bei den Laubhölzern im allgemeinen nach der der Blätter. Oberhalb eines jeden Blattes

---

[1]) Döbner-Nobbe, Forstbotanik. IV. Aufl. 1882.

[2]) Photometrische Unters. II. Unters. über den Lichtgenuss der Pflanzen etc. Sitzungsber. d. k. Acad. in Wien Bd. 104. Abtl. I. 1895.

steht in der Regel auch eine Knospe; selbst die Knospenschuppen haben nicht selten Achselknospen aufzuweisen. Eine Ausnahme bietet z. B. die Rotbuche, bei welcher das unterste oder die beiden untersten Laubblätter, an Kurztrieben auch alle Blätter, die freilich hier nur zu zweien oder dreien vorhanden sind, ohne Achselknospe bleiben. Auch bei der Hainbuche, Linde und Birke fehlen den beiden untersten Laubblättern eines Triebes die Achselknospen, während sie sonst überall vorhanden sind; andererseits finden sich an kräftigen Trieben der Hainbuche nicht selten, bei der Heckenkirsche gewöhnlich, zwei bis drei Knospen in einer Blattachsel. Solche überzählige Knospen nennt man Beiknospen. Sie bleiben oft im Zustande schlafender Augen, um nur unter besonderen Umständen, namentlich bei Verlust der Hauptachselknospe, auszutreiben. Bei den Erlen trägt erst die vierte Blattachsel eines Triebes eine Knospe und die Berberitzen entwickeln Sprosse nur aus den Achseln der bald zu besprechenden Dornenblätter und der oberen Laubblätter der Langsprosse, während die rosettigen Laubblätter der Kurztriebe knospenlos bleiben.

Die absolute Anzahl der Blätter und damit auch der Knospen eines Jahrestriebes ist bei manchen Bäumen schon in der Knospe bestimmt, dem der letztere entstammt (s. Kap. III). In anderen Fällen hängt sie von der Dauer der Vegetationsperiode ab, namentlich bei Pflanzen, deren Triebe wachsen, bis die ersten Fröste ihre Spitzen töten.

Bei den Koniferen pflegen vielen Nadelblättern Achselknospen zu fehlen. Fichtentriebe z. B. sind im ganzen unteren Teile knospenfrei, während in ihrer mittleren und oberen Region etwa 6 Knospen auf eine Ueberzahl von Nadeln unregelmässig verteilt vorkommen und an der Triebspitze deren 5 fast wirtelig zusammengedrängt auftreten. Diese letzteren bilden den Anfang der Astquirle, welche für die Fichten und ähnlich auch für die Tannen und Kiefern so charakteristisch sind. Ein Jahrestrieb von *Taxus baccata* trug z. B. je eine Knospe in der Achsel des 13., 14., 21., 22., 23., 32., 33., 37., 41., 46., 48. Blattes, also dieselben unregelmässig verteilt. Extreme Fälle bieten die Schlangenfichten und Schlangentannen, deren Horizontalzweige nur Gipfeltriebe und fast gar keine Seitensprosse entwickeln.

5. Langtriebe und Kurztriebe.

Bezeichnen wir die verschiedenen Sprosse eines Baumes als Mutterspross, Tochterspross, Enkelspross und so fort, so gilt der Satz, dass im allgemeinen das Sprossvermögen mit den weiteren Generationen abnimmt. Zahl der Seitenglieder, Länge und Stärke sind beim Mutterspross grösser als beim Tochterspross, bei diesem grösser als bei den Enkelsprossen. Wie sehr diese Verhältnisse das Aussehen der Bäume beeinflussen, lehrt ein Vergleich zwischen Fichte und Weisstanne. Die Stämme der ersteren bilden spitze Pyramiden, weil stets die Muttertriebe, den späteren Generationen gegenüber, die Führung behalten. Die Weisstanne trägt den als „Adlerhorst" bekannten breiten Wipfel, weil in einem gewissen Alter die Tochterzweige grössere Länge als der Mutterspross erreichen. Bei manchen Bäumen lassen sich sehr scharf zwei Kategorien von Trieben unterscheiden, die man als Langtriebe und Kurztriebe oder Stauchlinge bezeichnet. Betrachten wir im Spätherbst z. B. ein mehrjähriges Zweigsystem einer nicht zu alten Rotbuche, so finden wir seine Hauptäste, mit langen, mehrere Knospen tragenden diesjährigen Trieben endigend, an den älteren Sprossteilen aber Gebilde, welche wie gestielte Knospen aussehen, in Wirklichkeit aber Kurztriebe

sind, die ein bedeutendes Alter besitzen können (s. Fig. 5). Sie wachsen jedes Jahr nur um wenige Millimeter, erzeugen dabei einige Blätter, gewöhnlich aber nur sehr kleine oder gar keine Seitenknospen und schliessen mit einer normalen Endknospe ab. Bei der grossen Kürze der den einzelnen Jahrgängen angehörigen Stücke dieser Kurztriebe, sitzen die von Schuppen der Endknospe jedes Jahres hinterlassenen Narben dicht übereinander, nur von wenigen, ebenfalls nahe aufeinander folgenden Blattnarben getrennt, so dass das ganze Sprösschen oft dicht geringelt erscheint. Ein kaum 10 cm langer Kurztrieb erwies sich beispielsweise zehn (s. Fig. 6) in einem anderen Falle siebenzehn Jahre alt; merkwürdig genug an einem Baum, der zugleich fusslange einjährige Langtriebe hervorbringt. Bemerkenswert ist, dass die Endknospe eines Kurztriebes ganz unvermittelt wieder einen Langtrieb erzeugen kann und umgekehrt. So fand ich einen Spross zusammengesetzt aus 6 Kurztrieben, dann einem Langtrieb und endlich wieder 12 Kurztrieben. Ein anderer bestand aus 9 Kurztrieben und einem endständigen Langtrieb, der jene alle zusammen an Länge übertraf. Auch recht scharf von den Langtrieben geschieden, aber doch schon länger als bei der Rotbuche sind die Kurztriebe der Hainbuche. Die beistehende Abbildung (s. Fig. 7) lässt erkennen, wie viel bewegter, lebendiger und reicher der Anblick eines Verzweigungssystems dieses Baumes dadurch wird. Bei den Birken pflegen die ebenfalls scharf charakterisierten Kurztriebe nach wenigen Jahren abzusterben. Sie verlieren dabei ihre Endknospe und sitzen nun als kurze holzige Stummel an den langen Zweigen, manchmal aber mit kleinen schlafenden Seitenknospen versehen. Ein mehr allmählicher Uebergang zwischen Langtrieben und Kurztrieben besteht bei der Linde, deren Zweigsystem Fig. 8 veranschaulicht. Es ähnelt in der Lebendigkeit dem der Hainbuche und besitzt als besonders charakteristischen Zug die Rückwärtskrümmung vieler kürzerer Sprosse. Unter den Sträuchern sind die Berberitze und das gemeine Heidekraut durch ausgezeichnete Kurztriebbildung charakterisiert. Der grösste Teil der Belaubung des letzteren sitzt an etwa 1 cm langen Sprösschen in 4 Zeilen dicht aufeinander gedrängter Blättchen. Diese Kurztriebe fallen zum teil im Herbste ab, zum teil aber können sie ausdauern und aus ihrer Gipfelknospe Langtriebe hervorgehen lassen, deren Blätter von den ihrigen in der Gestalt etwas verschieden und auch weniger aufeinander gedrängt

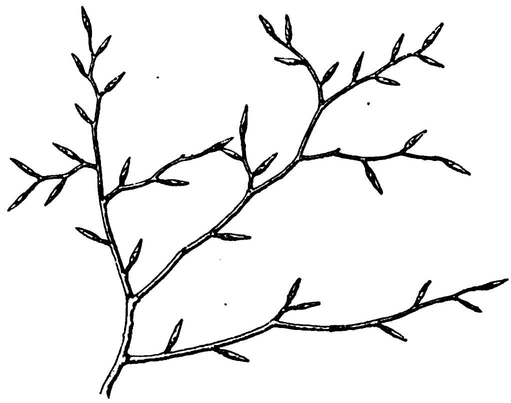


Fig. 5. Sprosssystem der Rotbuche. Die Grenzen der Jahrestriebe sind schwarz angedeutet.

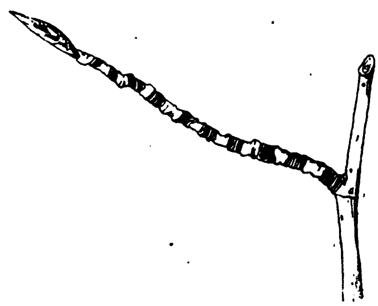


Fig. 6. Zehnjährige Kurztriebkette der Rotbuche.

sind. Die Blüten sitzen an den Langtrieben einzeln in den Blattachseln. Das Verhalten der Berberitze ist am besten mit dem der Kiefern, Lärchen und Cedern zusammenzustellen. Alle diese Pflanzen besitzen Kurztriebe, denen jede Längenentwickelung abgeht, so dass ihre Blattgebilde ganz dicht zusammengedrängt erscheinen. Es sind dies bei den genannten Koniferen die Nadeln und einige ihnen vorausgehende häutige Niederblätter, welche die sogenannte Nadelscheide bilden, bei der Berberitze die grünen Laubblätter. Die Langtriebe dieser Pflanzen, tragen bei den Lärchen und Cedern zerstreut gestellte Nadelblätter, bei den Berberitzen stechende dreispitzige Gebilde, welche sich durch ihre Anordnung und das Vorhandensein der Kurztriebknospen in ihren Achseln als Blätter ausweisen. Die Langtriebblätter der Kiefern sind unscheinbare Schuppen, denen aus denselben Gründen wie den Berberitzdornen der Name Blätter zugesprochen wird. Die Kurztriebe der Kiefern produzieren nur einmal Nadeln, während die der Lärche vier bis sechs Jahre hintereinander neue Nadelblätter bilden und dann noch zu freilich verhältnismässig schwachen Langtrieben auswachsen können. Die ursprünglichen Langtriebe der Lärche entstehen aus der obersten und einem Teil der unteren Knospen eines Jahressprosses. Sie besitzen während der ersten vier Wochen nach der Knospenöffnung ganz den Charakter vonKurztrieben und wachsen dann erst zu längeren Zweigen heran. Den übrigen Knospen entspringen die büschelig benadelten Kurztriebe. Die Langsprosse der Kiefer entwickeln ausser der endständigen Knospengruppe, welche Langtriebe erzeugt, nur Kurztriebe. Abgesehen etwa von der wechselnden Grösse, lassen die Knospen durch keinerlei äussere Merkmale erkennen, ob sie einem Langtrieb oder einem Kurztriebe den Ursprung geben werden, und thatsächlich sind auch alle vegetativen Knospen ihrem Wesen nach vollkommen

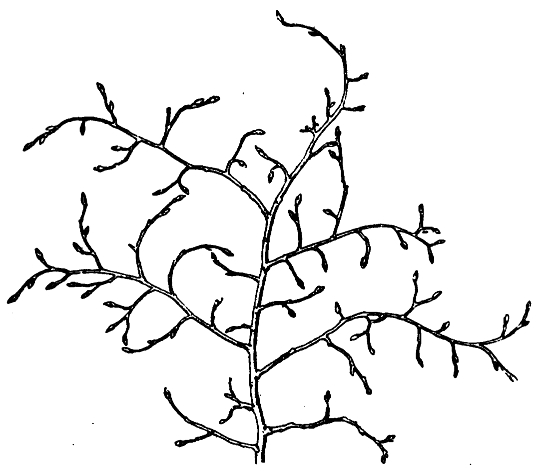


Fig. 7. Sprosssystem der Hainbuche.

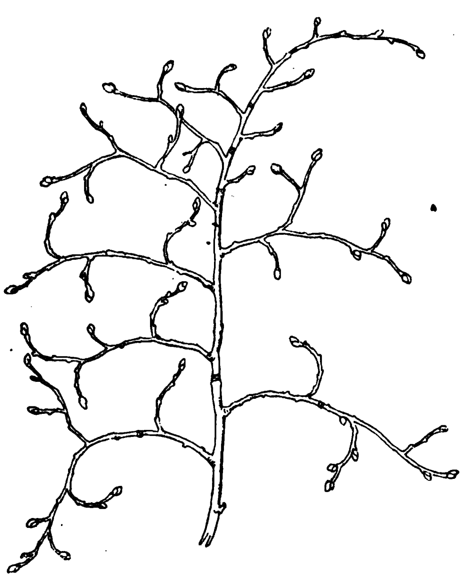


Fig. 8. Sprosssystem der Linde.

gleich. In vielen Fällen hat es der Baumzüchter ganz in der Hand, welche der beiden Sprossformen er aus einer Knospe hervorkommen lassen will. Dennoch erscheinen sie im natürlichen Verlaufe der Entwickelung nicht regellos durcheinander gemischt, sondern in bestimmter Anordnung, deren Gesetzmässigkeit für das Baumleben die grösste Bedeutung besitzt. Jene Gesetzmässigkeit besteht im allgemeinen darin, dass die Seitensprosse eines Jahrestriebes um so länger werden, je näher sie der Spitze desselben ihren Ursprung nehmen. Der Gipfeltrieb selbst pflegt der längste zu sein. So sehen wir die ausgesprochenen Kurztriebe der Buche, Birke, des Sauerdorns und der Kiefer stets die untersten Partieen der Jahrestriebe bedecken und auch wo der Uebergang zwischen diesen und jenen mehr allmählich geschieht, wie bei der Ulme und den Pappeln, die Zweige von der Basis nach der Spitze des Muttersprosses hin anwachsen (s. Fig. 9). Bei Eschen und Weiden sind alle Seitentriebe eines Jahressprosses ziemlich gleichmässig entwickelt. Der Massholder u. a. (Erle, Hasel, Cornelkirsche) bilden insofern Ausnahmen von unserem Gesetze, als bei ihnen zwar aus den untersten Knospen eines Triebes kurze, aus den mittleren in allmählicher Zunahme längere Zweige entstehen, die oberen aber wieder an Länge abnehmen.

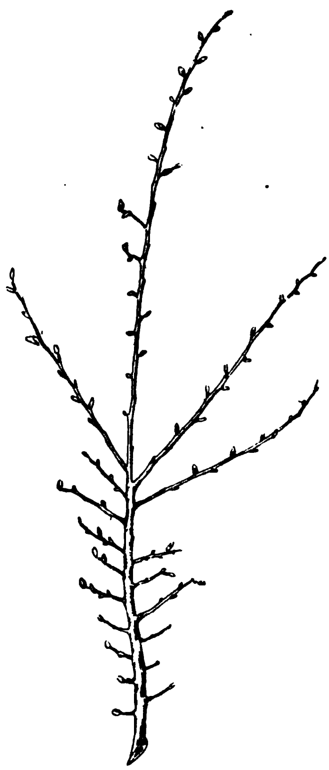


Fig. 9. Zweijähriges Sprosssystem einer Ulme. Der Gipfeltrieb des Muttersprosses hat die grösste Länge erreicht. Die Länge der Seitensprosse nimmt ab mit ihrer Annäherung an die Basis des Muttersprosses.

6. Schlafende Knospen.

Es hängt also von der Stellung einer Knospe am Muttersprosse ab, was aus ihr werden wird. Aus vielen Knospen wird übrigens im gewöhnlichen Verlauf der Dinge überhaupt nichts. Es sind dies in der Regel diejenigen, welche am weitesten von der Triebspitze entfernt sitzen. Sie „schlafen“ weiter wie im Winter, während die übrigen austreiben. Will man sie erwecken, so braucht man nur das über ihnen befindliche Zweigstück oder wenigstens dessen Knospen zu entfernen, wie dies in der Natur z. B. durch Frühjahrsfrost oder Tierfrass geschieht. In solchem Falle erzeugen die bisher schlafenden Knospen Ersatztriebe, eine Fähigkeit, welche ihnen auch dann noch eigen ist, wenn die Jahrestriebe ihr Wachstum bereits eingestellt haben. Kommen die schlafenden Knospen nicht zum Austreiben, so sterben sie oft ab; sie können sich aber auch viele Jahre lang halten und werden dann die Erzeuger der Wasserreiser. So kann der Stamm einer im Waldesdunkel erwachsenen, dann freier gestellten Buche oder eines im Wipfel schwach werdenden Baumes sich überraschend schnell von oben bis unten mit hunderten von kleinen Laubtrieben bedecken; sei es, dass die durch die Beseitigung der Nachbarn veränderte Ernährung und Wasserversorgung, sei es, dass die Sonnenwärme oder das stärkere Licht sie

hervorrufen. Das letztere ist nicht unwahrscheinlich, da Jost nachgewiesen hat, dass Licht das Austreiben der gewöhnlichen Knospen der Rotbuche in hohem Grade begünstigt.

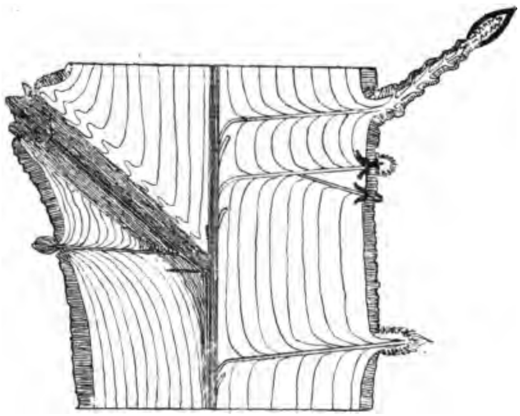


Fig. 10. Nach Th. Hartig. Kurztriebkette und schlafende Knospen an einem zehnjährigen Birkenast. Links ein abgestorbener Zweig (Hornast), der während des Dickenwachstums des Mutterastes in dessen Holzkörper eingeschlossen worden ist. Jener Zweig trug an seiner Basis zwei schlafende Knospen, von welchen die untere bald abstarb und eingeschlossen wurde, während die andere erhalten geblieben und auf den Mutterast hinüber gerückt ist. Rechts unten eine schlafende Knospe, die im ersten Lebensjahre am Mutteraste selbst entstanden ist. Weiter oben 2 schlafende Knospen, die im laufenden Jahre abgestorben sind und mit der Borke beseitigt werden. Bei der Buche würden dieselben zu Kugeltrieben heranwachsen können. Ganz oben rechts eine sechsjährige Kurztriebkette.

Diese neuen Triebe entstammen namentlich solchen schlafenden Knospen, welche in den Achseln der Knospenschuppen ihres Muttersprosses sich entwickelt haben. Dementsprechend findet man sie an den Rindenwülsten, welche die Ansatzstellen ehemaliger Seitenzweige — die „Astlöcher" — des Stammes von unten her zu umgeben pflegen. Während die Jahrestriebe, an denen die schlafenden Knospen einst sich entwickelten, sich verzweigten und in die Länge und Dicke wuchsen, verdickte sich auch der sie tragende Stamm, ihre Basis immer höher hinauf umfassend (s. Fig. 10). Dabei wurden jene Knospen vom Aste auf den Stamm selbst hinübergerückt, um hier das Leben ihres Mutterastes viele Jahre lang zu überdauern. Für die Erhaltung ihrer Entwickelungsfähigkeit ist esBedingung, dass ihr Anschluss an das Stammholz nicht verloren geht. Beim Spalten eines schlafende Knospen tragenden Astes oder Stammes sieht man daher vom Innern jener Knospe aus quer durch die Stammrinde in das Holz hinein einen Zug von wasserleitendem Gewebe sich erstrecken, der mit dem Dickenwachstum des Stammes in demselben Maasse sich verlängert. Wird diese Verbindung aus irgend einem Grunde unterbrochen, so kann die schlafende Knospe keinen Spross mehr entwickeln. Sie vermag aber dann bei manchen Holzpflanzen zu einer Kugel von der Grösse einer Erbse, Haselnuss oder Walnuss heranzuwachsen, die aus der Rinde des betreffenden Stammes (Buche, Eberesche u. a.) leicht, oft schon mit der Hand, herauspräpariert werden kann (Kugeltriebe, Sphaeroblasten, Rindenknollen). Nach Hamm (Ausschlagswald 1896) überziehen sich mit Wasserreisern besonders gerne Eiche, Ulme, Ahorn, Esche, Hainbuche, Erle, Schwarz- und Pyramidenpappel; geringe Neigung dazu zeigen Kiefer, Birke, Aspe, Silberpappel, Akazie und Fichte, etwas mehr: Buche, Tanne und Lärche. Allgemein ist die Neigung zur Wasserreisbildung bei den Nadelhölzern geringer als bei Laubbäumen. Sie lässt nach mit vorgeschrittenem Alter, zumal bei Rauhwerden der Rinde, weil durch die Borkenbildung der schlafenden Knospe der Durchbruch erschwert und wohl auch oft die Verbindung des Holzkörpers des Stammes mit dem der Knospe zerstört wird.

Ausser mit Hilfe normal am jugendlichen Jahrestriebe gebildeter schla-

fender Knospen (Proventivknospen) kann das Ergrünen der Stämme und der Ersatz verloren gegangener Triebe auch geschehen durch sogenannte Sekundärknospen d. h. Knospen, welche aus ganz unscheinbaren Anlagen erst infolge einer Verstümmelung in der Achsel von Blättern oder Knospenschuppen sich bilden, in denen für gewöhnlich keine fertigen Knospen zur Entwickelung gelangt sein würden. Die Fähigkeit zur Erzeugung solcher Sekundärknospen besitzt namentlich die Fichte und darauf beruht zum grossen Teil die unverwüstliche Reproduktionskraft nach Schnitt oder Verbiss, welche sie so geeignet zur Heckenpflanze macht. Auch der Stockausschlag beruht vielfach auf dem Austreiben von Ruheknospen, dann aber auch auf Neubildungen, von welchen später die Rede sein soll (Fig. 11.)



Fig. 11. Wurzelhals der Birke mit primären und sekundären Ersatzknospen.

Erwähnenswert sind endlich noch die sogenannten Scheidenknospen der Kiefern, Knospen, die sich bei Zweigverstümmelung oder Nadelverletzung an der Spitze der die 2 oder 5 Nadeln tragenden Kurztriebe entwickeln und ziemlich kurzlebigen und schwächlichen Ersatztrieben den Ursprung geben können.

7. Ablaufwinkel.

Hand in Hand mit der Verschiedenheit der Knospenprodukte nach ihrer Stellung gehen Verschiedenheiten der Winkel, unter welchen sie von ihrem Mutterzweige abspreizen. Im allgemeinen gilt die Regel, dass die oberen kräftigeren Sprosse unter einem spitzeren Winkel „ablaufen“ als die unteren (vgl. Fig. 9 auf p. 13). Beim Weissdorn bilden die obersten Zweige des Jahrestriebs einen Winkel von etwa 60°, die mittleren einen rechten, die untersten einen stumpfen Winkel mit der Hauptachse. Einen besonders grossen Abspreizwinkel (fast 90°) haben die Zweige der Heckenkirsche. Besonders klein ist er bei den Pyramidenbäumen. Die Zweige der Pyramidenpappeln sind dem Hauptstamm fast parallel und an der Spitze sogar nicht selten ihm zugekrümmt. Die Grösse des Ablaufwinkels kann, wie namentlich Kerner[1]) ausgeführt hat, wichtig werden für die Wasserversorgung der Bäume. Von ihr hängt es bis zu einem gewissen Grade ab, ob das auf den Baum auffallende Regenwasser nach der Peripherie oder nach dem Centrum der Krone hin abgeleitet wird. Aufrechte Aeste werden, namentlich wenn sie mit aufwärts gerichteten Blättern versehen sind, im letzteren Sinne wirken. Horizontale Aeste lassen das Wasser einfach nach unten oder durch Vermittelung der Blätter nach aussen ablaufen, wie es auch von übergebogenen Aesten vorwiegend nach aussen abtropft. Wasserablauf nach dem Stamme hin kommt bei vielen Holzgewächsen besonders in der Jugend vor oder wenn durch das Auftreten von Stock- oder Wurzellohden Verjüngung eingetreten ist, während centrifugale Wasserableitung mehr bei älteren Bäumen, recht deutlich z. B. bei der Linde, sich findet. In der Regel ist dies Verhalten vorteilhaft für die Pflanze, da das Wasser so am besten den jungen Wurzeln zugeführt wird, die im ersten Falle nahe dem Centrum, im zweiten etwa unter den äussersten Zweigen der Krone zu suchen sind. Centripetales Ablaufen des Wassers kann übrigens direkt schädlich wirken, weil die Nässe des Stammes die An-

[1]) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben.

siedelung von Schmarotzern begünstigt und eventuell auch zu Fäulniserscheinungen führt; so z. B. bei geköpften Weiden, welche zu Grunde gehen, weil alle ihre Zweige das Wasser nach innen leiten und so die noch nicht vernarbten Wunden zu nass gehalten werden.



Fig. 12. Baumkrone mit spitzen Ablaufwinkeln. Spitzahorn.



Fig. 13. Baumkrone mit Ablaufwinkeln von ca. 90°. Eberesche.

Wie sehr von dem Abspreizwinkel der Zweige die Tracht einer Baumkrone abhängt, zeigen die Figuren 12 und 13. Die erstere stellt einen Spitzahorn dar, dessen Aeste unter ziemlich spitzem Winkel nach oben streben, während in Fig. 13 eine Eberesche abgebildet ist, bei welcher sofort der nahezu rechtwinkelige Abgang der Zweige auffällt.

8. Aufgaben der Kurztriebe und Langtriebe. Dornen.

Die Bedeutung der Kurztriebbildung für die Pflanze ergibt sich aus den Abbildungen (Fig. 14 u. 15). Sie zeigen, wie viel reicher das Blattkleid sich durch die Kurztriebe gestaltet. So sind sie denn die Träger der Beblätterung an den mehrjährigen Teilen der Krone, welche ohne sie keiner jährlichen Erneuerung fähig wäre.

Eine besondere Form von Kurztrieben sind die Dornen, welche wir an den Zweigen von *Prunus spinosa* und anderen Pomaceen, den wilden Aepfeln und Birnen und unseren beiden Weissdornarten, vorfinden. Es sind Sprosse, welche frühzeitig ihr Wachstum einstellen, ohne eine Endknospe zu entwickeln, im übrigen aber Blätter und in deren Achseln entwickelungsfähige Knospen tragen können. Ihre Sprossnatur ergibt sich schon aus ihrer Stellung in den Blattachseln. An einem Jahrestrieb des Weissdorns waren z. B. die drei untersten Blattachseln leer; in den beiden folgenden stand je ein kegelförmiger Dorn, der drei schuppige Blätter trug, deren unterstes bei dem ersten und zweiten Dorn mit einer Achselknospe versehen war. Den Achseln des siebenten und achten Blattes des Jahrestriebs fehlten wieder die Dornen; sie trugen nur je eine und zwar eine sehr kleine Knospe und dem

letzten neunten Blatte fehlte auch diese. Andere Triebe zeigten andere Blattzahlen und andere Verteilung der Dornen, aber niemals rücken diese aus den Blattachseln heraus. Die Dornen des Kreuzdorns sind, wie schon früher (p. 3) angedeutet, Langtriebenden (s. Fig. 16).



Fig. 15. Mit Kurztrieben besetzter Langtrieb der Rotbuche. An die Stelle jedes einzelnen Blattes der Fig. 14 ist ein mehrblättriger Kurztrieb getreten. Hätten die Knospen der Fig. 14 sich alle zu Langtrieben entwickelt, so würde die von der Fig. 15 eingenommene Fläche überhaupt keine Blätter aufweisen.



Fig. 14. Langtrieb der Rotbuche.

Ganz anderer architektonischer Natur sind die Stechorgane der Rosen und Brombeeren. Durchaus unregelmässig und ohne jede Beziehung zu Blättern und Knospen lassen sie sich nur mit den Haargebilden anderer Pflanzen vergleichen, denen sie auch in der Entstehungsart und der anatomischen Beschaffenheit sich anschliessen.

Bemerkt sei noch, dass das Auftreten der Dornen bei den genannten Pomaceen sehr unregelmässig ist. Manchem Schwarzdorn an schattigem Standort fehlen sie gänzlich. Wiesner (Photometrische Unters. II) bezeichnet geradezu die Verdornung der Zweige vieler Holzgewächse als eine Folge zu grosser Lichtintensität. Die dornartigen Kurztriebe spielen wie andere ähnliche Gebilde die Rolle von Schutzmitteln gegen Beschädigung durch grössere Tiere. Ihr Wert als solcher ist, wie der aller Schutzmittel, nur relativ, d. h. sie verhindern nicht jeden Tierschaden, aber sie bewirken, dass derselbe keine die Gesamtexistenz der Art schädigende Höhe erreicht. Auch indirekt sind die Dornen in der bezeichneten Richtung thätig, indem sie den Vogelnestern Schutz gewähren, deren Insassen später durch Raupen-

vertilgung und Verbreitung der Samen ihren Dank abstatten.[1]) Nicht selten endlich ist die Blütenbildung an die Kurztriebe geknüpft.

Dass die Hauptaufgabe der Langtriebe darin besteht, die Baumkrone in vertikaler und horizontaler Richtung auszubreiten, leuchtet ein. Beides ist vorteilhaft, einmal gegenüber den konkurrierenden Nachbarpflanzen im Kampf ums Licht und dann als Mittel zur Vergrösserung der nährenden Blattmasse; ferner aber auch — und dies ist nicht minder bedeutungsvoll — dient eine wohl entwickelte Krone als schattenspendender Schirm für den Stamm und für den Boden, dessen Erhaltung in einem Zustande, der dem Wurzelleben der Bäume zuträglich ist, gerade für die Waldbäume zum grossen Teile von richtiger Beschirmung abhängt. Wie wichtig für einen Baum Beschattung des Stammes sein kann, lehren R. Hartigs Beobachtungen an Fichten, die durch Nonnenfrass entnadelt worden waren. Sie starben infolge abnormer Erwärmung des Cambiums, die bis zu 55 ° C. ging, und blieben erhalten, wenn sie der Wirkung direkter Insolation entzogen waren. Dasselbe zeigt das Auftreten des Rindenbrandes an der Sonnenseite frei gestellter Buchenstämme. Für den Praktiker kommt zu Obigem noch der Nutzen eines Bodenschirms für den jungen Nachwuchs, von welchem er z. B. die den jungen Buchen schädlichen Spätfröste abhält.

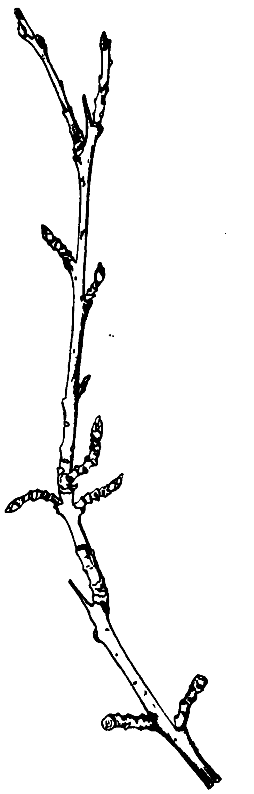


Fig. 16. Mehrjähriges Sprosssystem des Kreuzdornes. (*Rhamnus cathartica*). Die Langtriebe endigen mit Dornenspitzen und tragen Kurztriebe mit entwickelungsfähigen Endknospen.

Auch Einzelheiten in der Ausbildung der Triebe lassen sich in ihrer Bedeutung für den Haushalt des Baumes verstehen. Die Dicke der Aeste, Zweige und des Stammes entspricht in unserem Klima — in den Tropen nicht immer — gerade der Last, welche sie zu tragen haben. Speziell die grössere oder geringere Feinheit der letzten Zweige lässt auf die Grösse der ihnen im Sommer erwachsenden Blattlast und damit oft auf die Grösse der einzelnen Blätter schliessen. Eine besondere Rolle spielen die dünnen hängenden Zweige der Birke. Oft genug fällt es beim Wandern durch dichten Fichtenwald auf, dass rings um eine eingesprengte Birke herum die Fichten im Wuchse zurückgeblieben sind. Die Birke hat, durch die häufige Schiefstellung ihres Stammes unterstützt, mit ihren langen, schwankenden Rutenzweigen die Nachbarn verletzt und unterdrückt und sich so selbst den lichteren Stand verschafft, dessen sie bedarf. Im Verein mit ihrer Raschwüchsigkeit macht diese Fähigkeit, sich selbst frei zu stellen, die Flugfähigkeit der Birkensamen erst wertvoll, da sie dem Baume die Möglichkeit des Fortkommens zwischen anderen Holzarten sichert. Zur Beseitigung allzu naher Nachbarschaft können auch die horizontal ausgebreiteten starken Aeste der ebenfalls lichtbedürftigen Eichen und Kiefern dienlich sein. Die Dicke der Kiefernäste erklärt sich ausserdem aus der Notwendigkeit eines starken Widerstandes gegen die Schneelasten, welche sich auf den schirmförmig aus-

[1]) Delbrouck.

gebreiteten, nadeltragenden Endverzweigungen ansammeln und trotzdem oft genug Astbruch herbeiführen.

9. Baum und Strauch. Reinigung. Absprünge. Physiologische Zweigordnung.

Mehrere miteinander verkettete Jahrestriebe nennen wir ein Sprosssystem und die verschiedensten Sprosssysteme vereinigen wir unter den Rubriken Baum und Strauch, obwohl von der einen dieser beiden Ausbildungsformen zu der anderen alle möglichen Zwischengestalten hinüberleiten.

Das Charakteristikum des Baumes ist die kräftige Entwickelung einer einzigen Hauptachse, welche gar nicht oder erst in einer gewissen Höhe sich in eine Anzahl gleichberechtigter Zweige auflöst. Diese Hauptachse entsteht durch geradlinige Aneinanderreihung von lauter kräftigen Gipfelsprossen (Nadelhölzer, Ahorn) oder Seitentrieben, welche, sich vertikal aufrichtend, solche ersetzen (die meisten unserer Laubhölzer). Indem eine solche Sprosskette weiterhin als Ganzes in die Dicke wächst, wird sie zum Baumstamm. Am einfachsten ist diese Stammbildung zum Ausdruck gelangt bei Tannen, Fichten und Lärchen. Hier haben wir eine einzige Hauptachse, die von der Wurzel bis zur äussersten Baumspitze durchgeführt ist. Um sie gruppieren sich die Seitentriebe so regelmässig, dass Rossmaessler mit Recht die Nadelhölzer ein mathematisches Geschlecht nennen konnte. Bei der Kiefer und unseren Laubhölzern dagegen beginnt früher oder später die Ausbildung einer vielästigen Krone, indem die Wuchskraft des bisherigen Haupttriebes auf und selbst unter die seiner Nachbarsprosse herabsinkt. Besonders bedeutungsvoll für das Zustandekommen eines augenfälligen Gegensatzes zwischen Stamm und Krone ist die Erscheinung der „Reinigung“, d. h. des Absterbens der unteren Baumzweige, wodurch eben der Stamm zu einer glatten Walze wird. Die Reinigung tritt bei vielen Bäumen infolge der Beschattung durch die Nachbarn in dichtem Stande ein, bei anderen auch in Einzelstellung durch den eigenen Kronenschatten. Da bis hoch hinauf astfreie Stämme die wertvollsten sind, liegt es im Interesse des Forstmanns, die Reinigung künstlich zu befördern, was durch Erziehung der Bäume in möglichst dichtem Stande während der jüngeren Jahre erreicht wird. Stämme, zu deren Reinigung der Kronenschatten nicht ausreicht, bleiben im Einzelstand, z. B. auf Parkwiesen, bis unten hin beastet, wie solches besonders auffällig bei Fichten hervortritt.

Im Anschluss an die Reinigung des Stammes möge hier noch des freiwilligen Abspringens von Zweigen[1]) gedacht werden. Nach Hempel und Wilhelm[1]) geschieht es bei Kiefern, Eichen, Ulmen, Walnuss, Esche, Bergahorn, Weiden und Traubenkirschen. Bei den Kiefern springen mehrjährige nadeltragende Kurztriebe ab, bei Weiden und Traubenkirschen Zweiglein

[1]) Nördlinger bemerkt in seiner Forstbotanik (I, 1874 p. 190): „Eine Abgliederung frischer unentwickelter Hauptsprossen an jungen Linden und Eichen, an Platane, Hasel und vielen ausländischen Gewächsen mitten in der Sommerentwickelung, wie sie nach H. v. Mohl von A. Röse (Forst- und Jagdztg. 32. Jahrgang. 1866 p. 71) angeführt wird, ist uns als natürliche, nicht durch klimatische etc. Umstände herbeigeführte Erscheinung unbekannt.“ Vgl. Hempel und Wilhelm, Die Bäume und Sträucher des Waldes. Wien 1889. p. 10. v. Höhnel. Oesterreich. Forstl. Versuchswesen. Bd. I u. II. 1879. Weitere Unters. über den Ablösungsvorgang von verholzten Zweigen: Bot. Centralblatt. 1880. 177. Von den neueren Angaben die von v. Höhnel am wichtigsten. Mit anderen referiert in Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. I. 1886. p. 344.

des nämlichen Jahrgangs, die mit Blütenständen besetzt waren. Es ist dieses Abspringen ein Vorgang, welcher in seinen anatomischen Details dem normalen Blattfall gleicht und bei den genannten lichtbedürftigen Holzarten die Reinigung durch die Scheere des Obstbaumzüchters ersetzt. Es betrifft vorzugsweise Kurztriebe, bei Pappeln, die nach Hempel und Wilhelm schon im Absterben begriffene Zweige abwerfen, und Weiden vorzugsweise Langtriebe, und beginnt bei manchen Bäumen schon im Juli, bei anderen später, sich bis zum Spätherbst steigernd, nach Individuen und Jahren in wechselndem Umfang. Bei *Populus canescens* sind Absprünge von 3—3$^1/_2$ Pariser Fuss Länge, bei *Quercus sessiliflora* solche von 2$^1/_4$ Fuss beobachtet (Röse, Botanische Zeitung 1865). Dem Alter nach sind es bei Pappeln und Weiden oft einjährige, sonst aber auch sechs- und mehrjährige Zweige. Dieselben stellen bei den Eichen meist schwächere Seitensprosse dar; es kann sich nach Röse aber auch der Gipfeltrieb abgliedern, worauf er in der bereits bekannten Weise durch einen sich aufrichtenden Seitenspross ersetzt wird. Die Trennungsstelle von Absprung und Mutterast liegt bei Eichen und Pappeln an der Zweigbasis; bei Weiden und Traubenkirschen oberhalb der ersten unentwickelten Blätter. Dürre, Alter, schwächlicher Wuchs, namentlich bei armem Boden, soll die Absprünge vermehren, während sie jugendlichen Bäumen mit kräftiger Ernährung fast ganz fehlen können. Andrerseits ist gerade an solchen bei Linden und Eichen die Abgliederung von Endtrieben beobachtet worden. Alles in allem müssen wir innere Zustände des Baumes als Ursachen der Absprünge herbeiziehen, deren Wirksamkeit durch äussere Faktoren eingeschränkt oder gefördert werden kann. Für die Annahme, dass reichliche Absprünge Samenjahre ankündigten, liegen bindende Gründe nicht vor. Nach Nördlinger (Forstbotanik 1874, I) treten die Absprünge der Eiche hauptsächlich nach heissen Sommern auf, während dieser Baum gerade in solchen Sommern blühen soll. Interessant ist, dass, nach Beobachtungen an der Eiche, der Loslösung der abspringenden Zweige keine Entleerung von wichtigen Baustoffen vorausgeht. Sie nehmen beträchtliche Stärkemengen mit zu Boden, die so dem Baume entzogen werden. Das Abspringen der Kurztriebe der Sumpfcypresse (*Taxodium distichum*) vertritt den Blattabwurf der Laubhölzer und die sogenannten Absprünge der Fichten und Tannen sind mit den bisher besprochenen nicht zu vergleichen. Sie werden durch Eichhörnchen, auch durch Vögel, verursacht, welche die Triebe abbeissen, doch sollen nach Frank auch bei der Fichte wirkliche Absprünge vorkommen und besonders nach Stürmen massenhaft auftreten (Pflanzenkrankheiten II. Aufl. 1895, I. Bd. 127). Andere wieder geben auf Grund von Beobachtungen wohl mit Recht an, dass auch jene massenhaften Absprünge durch Eichhörnchen veranlasst würden. Diese Tiere suchen die Fichtentriebe auf, um die jungen, zwischen den Nadeln der vorjährigen Sprosse sitzenden männlichen Blüten zu verzehren. Dabei beissen sie manche Zweiglein ganz durch, die dann direkt abfallen. Andere, nur teilweise durchgenagte, bleiben hängen, bis ein starker Wind sie in Menge zu gleichzeitigem Abfallen bringt. Da ein reichliches Auftreten dieser uneigentlichen Fichtenabsprünge anzeigt, dass viele zum Abbiss verlockende Blüten vorhanden waren, wird man aus ihnen wohl auf ein gutes Samenjahr für die Fichte schliessen dürfen. Bei der Kiefer kommt ein Sprossabfall infolge von Käferfrass vor und endlich führt die gegenseitige Beschattung der Zweige im Inneren einer Krone zum Absterben vieler derselben. Alle diese Verluste beeinflussen natürlich die Tracht der Krone. So führt Röse den „lockeren Bau" der Grau- und Schwarzpappel und die „straffe rutenförmige Astbildung" der Weiden und Pappeln auf die Absprünge zurück und auch der knorrige,

vielfach geknickt-ästige Wuchs unserer Eichen beruht auf Zweigverlust durch Absprung oder Beschattung.

Infolge des Kampfes der Zweige ums Licht tritt an die Stelle der ursprünglichen Zweiganordnung eine andere, welche WIESNER [1]) sehr treffend physiologische Zweigordnung nennt. Eine 100jährige Eiche würde neunundneunzig Zweiggenerationen aufweisen, wenn alle Jahrestriebe erhalten blieben, thatsächlich aber zählte Wiesner ihrer nur 5—6. Eine fünfzigjährige Platane würde 49 Zweiggenerationen oder Zweigordnungen besitzen und Wiesner fand nur 7. Es kommt diese Erscheinung dadurch zustande, dass ein Teil der Aeste ganz verloren geht und andere wenigstens in ihren oberen Teilen absterben oder verkümmern, während ihre Fussstücke zu einer gemeinsamen Achse verschmelzen. So haben an dem Kiefernaste *a b* unserer, einer Arbeit von N. J. C. MÜLLER [2]) entnommenen Abbildung (Fig. 17) sechs Sprossgenerationen Anteil, von welchen wenigstens vier den Eindruck eines einfachen Sprosses erwecken. Die drei Sprosssysteme der ebenfalls nach N. J. C. MÜLLER gezeichneten Fig. 18 stellen mehrjährige Buchen dar. Auch hier ist das Absterben einer Anzahl von Sprossspitzen und das Zusammenfliessen ihrer basalen Teile ersichtlich. Instruktiv ist folgendes Beispiel WIESNERS:

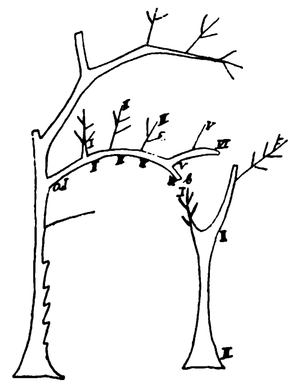


Fig. 17. Schema einiger Sprossketten der Kiefer. Die lateinischen Ziffern bezeichnen die Sprossgenerationen, deren Fussstücke zur Bildung des Astes *a b* beigetragen haben.

Ein zehnjähriger Birkenast, welcher an jedem Sprosse nur zwei Seitentriebe alljährlich erzeugt, müsste 19 683 Laubsprosse besitzen. An einem dem Lichte exponierten zehnjährigen Aste der Birke zählte WIESNER aber bloss 238, an einem unterdrückten schattenständigen, ebenso alten Aste nur 182 Zweige, in beiden Fällen aber nicht 9, sondern bloss 5 Zweigordnungen. Sieht man vom Stamme und den Knospen ab und rechnet man Scheinachsen, wie den Zweig *a b* der Fig. 17, als eine Ordnung, so findet man nach WIESNER an unseren Bäumen nie mehr als acht (*Carpinus betulus, Fagus silvatica, Taxus baccata*), meistens aber nur 6 und weniger Zweigordnungen. Dass diese Regelung der Verzweigung wirklich in erster Linie durch die Beleuchtungsverhältnisse bedingt ist, hat WIESNER durch eine grosse Anzahl photometrischer Untersuchungen [3]) nachgewiesen. Mit Hilfe lichtempfindlicher Papiere bestimmte er die Intensität des gesamten Tageslichtes, sowie die Lichtstärken innerhalb der Baumkronen. Es zeigte sich, dass die Vermehrung der Laubsprosse durch Austreiben der Knospen so lange fortschreitet, bis ein Minimum der Beleuchtung erreicht ist, welches für jede Art von Holzgewächs, wie wohl für jede Pflanze, innerhalb bestimmter Grenzen einen konstanten Wert besitzt. Von der durch dieses Minimum gegebenen Grenze an hat jede Neubildung von Zweigen ein Absterben anderer zur Folge. Uebrigens wird auch die Neubildung von Zweigen selbst

---

[1]) Unters. über den Lichtgenuss d. Pflanzen etc. Sitzungsber. d. k. Akademie d. W. in Wien. Mathem. naturw. Klasse. Bd. CIV. Abth. I 1895. (2. Abhandlung der Photometrischen Untersuchungen d. Verf.).

[2]) Botan. Untersuchungen. I. 1877.

[3]) Photometrische Untersuchungen etc. I. orientierende Versuche über den Einfluss der sogenannten Lichtintensität auf den Gestaltungsprozess der Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. k. Akademie d. W. in Wien. Mathem. Naturw. Klasse. T. 102. Abth. I. 1893.

durch die Beleuchtung beeinflusst. Für jedes Holzgewächs tritt nach Wiesner ein Zeitpunkt ein, in welchem die Knospen nicht mehr Licht genug von aussen empfangen, um sich zu Sprossen entwickeln zu können. Solche ungenügend beleuchteten Knospen verkümmern entweder oder gehen in

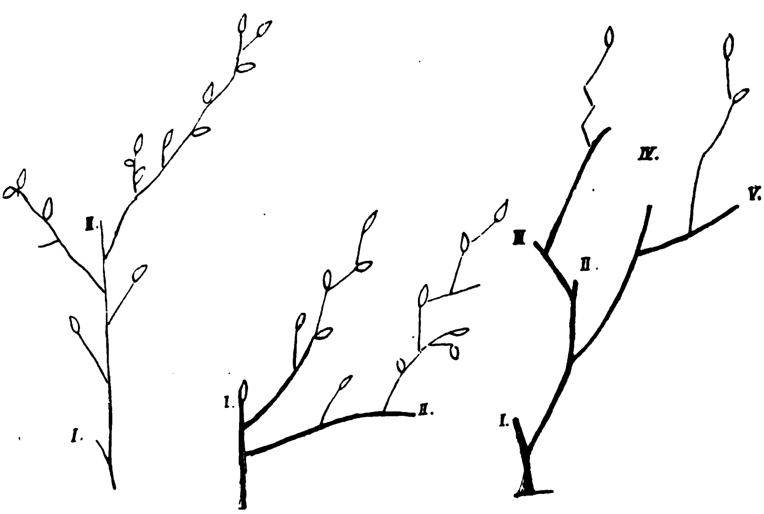


Fig 18. Sprosssysteme jugendlicher Rotbuchen.

einen Ruhezustand ein, aus welchem sie, wie wir bereits sahen, beim Eintritt günstigerer Beleuchtung infolge von Ausästung oder Lichtstellung erwachen können. Experimentell hat den Einfluss der Beleuchtung auf das Austreiben der Knospen Jost[1]) für die Rotbuche festgestellt. Ein von Wiesner angegebenes Beispiel bietet die Pyramidenpappel. Ihre aufstrebenden Zweige sind allseitig mit Laubknospen besetzt; aber nur diejenigen unter ihnen, welche dem lichtspendenden Himmel zugekehrt sind, entwickeln Sprosse, so dass eine nur von der Aussenseite der Mutteräste ausgehende Verzweigung zustande kommt. Gibt man den Aesten künstlich eine andere Lage, so kommen wieder nur die jetzt an der stärkst beleuchteten Zweigseite gelegenen Knospen zum Austreiben. Selbstverständlich darf nicht vergessen werden, dass nicht jedes Auftreten schlafender Knospen und nicht jede einseitige Sprossentwickelung eine Folge mangelhafter Beleuchtung ist. Wie in so vielen Fällen greifen auch hier erbliche Eigenschaften und Reaktionen auf äussere Einwirkungen dergestalt ineinander, dass hier diese, dort jene die ausschlaggebenden Faktoren vorstellen.

Der Einfluss künstlichen oder natürlichen Zweigverlustes auf die Kronenausbildung wird dadurch, dass er das Aufwachen schlafender Knospen und die Bildung von Sekundärknospen nach sich ziehen kann, verstärkt. Die aus solchen hervorgehenden Sprosse wachsen oft, unbekümmert um alle sonstige Anordnung und Richtung der Zweige vertikal nach oben. Auch Biegung eines Astes durch die Last der Blätter oder Früchte kann, namentlich wenn sein abwärts geneigtes Ende entfernt wird, die Bildung solcher Nachkömmlingszweige oder den Uebergang von Kurztrieben in Langtriebe an seiner Oberseite zur Folge haben. In jedem Fall stören sie die Regel-

[1]) Ber. d. deutschen botan. Ges. 1894. 188.

mässigkeit des Kronenbaus und sie sind es, welche den Obstbäumen das struppige Aussehen verschaffen, welches sie schon von weitem kenntlich macht.

Was über die Folgen von Zweigverlust und Ersatz für die Baumkrone gesagt wurde, gilt ebenso für den Strauch, dessen Aufbau wir uns jetzt zuwenden.

Bei den Sträuchern nimmt die Wachstumsenergie der Hauptachse — wenn eine solche gebildet wird — rasch ab. Sie besteht entweder, von den ersten Jugendstadien der Pflanze abgesehen, nur aus einem einzigen Jahrestrieb, der keine entwickelungsfähige Gipfelknospe besitzt, oder aus wenigen, immer schwächer werdenden Sprossgenerationen. Beim Holunder (*Sambucus nigra* L., s. Fig. 19), z. B. wird ihre Endpartie von dem Gewicht der Blätter und Blütenstände und ihrer eigenen Schwere niedergebogen, worauf dann gewöhnlich ein auf der Sprossoberseite entspringender Zweig die Weiterführung übernimmt, um später dasselbe Schicksal zu erleiden. Die Stelle, welche dieser Fortsetzungsspross an seinem Mutterzweige einnimmt, ist keine zufällige. Es ist eine allgemeine Erfahrung, dass an konvex gekrümmten Zweigen, umgekehrt wie an geraden, die stärksten Triebe an dem basalen aufrechten Zweigteile sich bilden und zwar in zunehmender Stärke nach dem Gipfel der Krümmung hin, so dass kurz vor oder auf dieser letzteren der führende Spross entsteht. Es ist das ein besonderer Fall der namentlich von Vöchting dargelegten, auch für die Bäume gültigen allgemeinen Regel, dass die höchstgelegenen Punkte eines Sprosssystems umsomehr im Wachstum bevorzugt sind, je direkter und gerader ihre Verbindung mit der Hauptwurzel ist. Je näher eine Achse der über der Mitte der Hauptwurzel errichteten Vertikallinie kommt, um so energischer ist ihr Gesamtwachstum; je weiter sie davon abweicht, um so langsamer ihre Entwickelung.

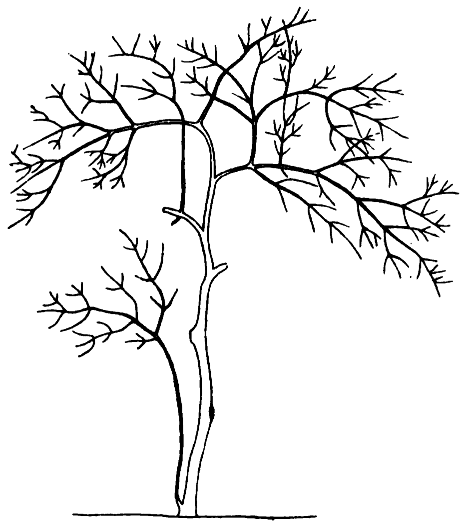


Fig. 19. Schematische Darstellung eines baumförmig gezogenen Exemplars von *Sambucus nigra*. Der Stamm besteht aus den Fussstücken mehrerer Zweiggenerationen, von denen jede folgende am Krümmungsanfang der vorhergehenden erwachsen ist. Den Beginn des Prozesses erläutert der von der Basis des Stammes entspringende Nachkömmlingsspross. In der Krone tritt überall dasselbe Verhältniss hervor; nur sind hier nicht, wie am Stamm, die überhängenden Zweigpartieen entfernt.

Ein ähnliches Verhalten wie das des Holunders bedingt die Tracht der Hänge- oder Trauerbäume, welche als Varietäten der Weiden, Eschen, Buchen, Bergulmen etc.[1]) auftreten. Die Kronen dieser Bäume bestehen aus lauter in der für den Holunder angegebenen Weise über- und neben-

[1]) Bei Hängeeichen und Hängefichten ist der Stamm gerade. Ich besitze die Photographie einer Hängeeiche aus dem Forstrevier Lindau (Heinemanns Fleck) im Herzogtum Anhalt. Der Baum hat bei hohem geraden Stamme fast das Ansehen einer Birke mit ihren hängenden Rutenzweigen.

einander gehäuften, nach oben konvexen Zweigen, deren Enden herabhängen, soweit sie der Gärtner nicht abschneidet. Viele Hängebäume besitzen die Tendenz, in die Höhe zu wachsen, indem die vor der Krümmung gelegenen Partien der verschiedenen Zweiggenerationen sich aufzurichten und in eine gerade Linie zu stellen suchen, welche einen aufrechten Stamm ergeben würde. Es ist Aufgabe des Gärtners, die Bildung eines solchen, soweit möglich, durch geschickten Schnitt zu verhindern. Auf die angegebene Weise kann auch bei dem Holunder eine Art von Baumbildung eintreten, wie Fig. 19 erkennen lässt. Die kriechende Lage des Stammes der Bergföhre kommt dadurch zustande, dass jährlich der älteste Spross des aufrechten Gipfels sich niederlegt.

Neben der abnehmenden Wachstumsenergie der Hauptachse ist ein zweiter Umstand, welcher zur Strauchbildung führt, der, dass umgekehrt wie bei dem Baum, nicht die den obersten, sondern die den untersten Blattachseln entspringenden Sprosse die stärkste Entwickelung erfahren und oft sogar ihren Mutterspross im Wachstum einholen. Auch hier kann, z. B. bei den Stachelbeeren, der Gärtner eine Baumbildung hervorrufen, indem er alle diese Sprosse entfernt bis auf einen, der dann zum Stamme erstarkt. In der Natur pflegt jährlich die Zahl der gleichberechtigten Triebe zuzunehmen, denn die Sprossbildung aus den untersten Blattachseln der verschiedenen Triebe dauert fort, auch wenn die oberen Teile derselben absterben. Kommt dazu noch die Bildung von Sekundärknospen, so entsteht allmählich ein halb oder ganz in der Erde steckender Mutterstock, dessen komplizierter Aufbau durch die Bildung von Ausläufern und wurzelbürtigen Sprossen noch mehr verwickelt werden kann.

Zur weiteren Illustration dieser Verhältnisse seien zwei von Vöchting untersuchte und in seinem ausgezeichneten Werke über Organbildung im Pflanzenreiche mitgeteilte Beispiele angeführt: Die gemeine Berberitze und die Schneebeere (*Symphoricarpus racemosus*). Bei der ersteren erheben sich aus dem bodenständigen Grundstock lange und kräftige Zweige, die senkrecht empor wachsen. Aus ihnen gehen an der Spitze schwache Seitenäste hervor, welche sich wieder vielfach verzweigen, sodass zuletzt ein wahres Gewirr kleiner Zweige entsteht. Unter der Last dieser kleinen Kronen oder auch infolge einseitiger Beleuchtung beugen sich die Mutterzweige, bis sie schliesslich einen weiten Bogen bilden. Ist dies eingetreten, so bilden sich auf der Oberseite der Krümmung, sowie in der oberen Partie ihres vertikal aufrechten unteren Zweigteiles Langsprosse, die sich an den Spitzen verzweigen, und, wenn keine Stütze vorhanden ist, später ebenfalls nieder beugen. Ausser an den angegebenen Orten entstehen nun, und zwar wieder die kräftigsten, Langsprosse an der Basis der Hauptachsen unter oder nahe über der Erde. Sie stellen die das Leben des Strauches in bevorzugter Weise fortsetzenden Organe dar und werden gewöhnlich in so grosser Menge erzeugt, dass nur ein Teil von ihnen zu gedeihlicher Entwickelung gelangen kann. Bei der Schneebeere erzeugen die ebenfalls unter entsprechender Sprossbildung sich krümmenden Haupttriebe aus ihren unteren Blattachseln Erneuerungssprosse, welche während der nämlichen Vegetationsperiode horizontal über den Boden hinwachsen, im nächsten Jahre aber aus ihren Seitenknospen aufrechte Triebe entwickeln. Berühren jene Erneuerungssprosse den Boden, was durch Senkung ihrer Spitze leicht geschieht, so erzeugen sie an der Unterseite Wurzeln und später ebenfalls aufrechte Sprosse. Beraubt man sie ihrer Spitze, so treiben schon im ersten Jahre ihre Seitenknospen aus, entwickeln dann aber merkwürdiger Weise nicht aufrechte, sondern ihnen selbst ähnliche horizontale Sprosse.

Die letzten Gründe der Strauch- oder Baumbildung sind in der Organisation der betreffenden Pflanzen zu suchen: Fichten, Eichen und Buchen ist die Baumbildung, anderen Holzpflanzen der strauchige Wuchs eigentümlich. Nicht selten aber entscheiden im Einzelfalle äussere Ursachen darüber, ob die eine oder die andere Gestalt auftritt. Bäume werden strauchig, wenn die Hauptachse immer wieder zerstört wird, falls dann noch entwickelungsfähige Knospen vorhanden sind. So im hohen Norden, wo die über die Schneefläche hervorragenden Triebe der Vertrocknung durch die Winterstürme unterliegen. Hier bilden Birken und Fichten niedriges, letztere fast rasenartiges Strauchwerk. Aus unserem Klima ist namentlich der strauchige Wuchs der Buche in höheren Lagen bekannt. Auch oft wiederholter Wildverbiss kann, wie die Heckenscheere, Baumpflanzen strauchig werden lassen. Darwin erzählt in seiner „Entstehung der Arten" (VI Aufl. 1876 p. 93) von Kiefern, welche durch Weidevieh 26 Jahre lang auf der Höhe des Haidekrautes gehalten wurden, ohne abzusterben. Dass ein und dieselbe Holzart in der Jugend strauchartige später baumartige Tracht zeigen kann, wurde oben schon erwähnt.

10. Aenderung der ursprünglichen Zweiganordnung.

Wir haben bereits in den vorhergehenden Absätzen gesehen, wie durch die Konkurrenz der Glieder eines Verzweigungssystems die ursprüngliche Anordnung derselben Aenderungen erfährt, die nicht ohne Einfluss auf die Gestalt des Ganzen bleiben. Hier soll noch etwas näher auf derartige Vorgänge eingegangen werden.

Das Zweigsystem entwickelt sich aus dem Jahresspross durch Austreiben seiner Knospen zu weiteren Jahressprossen, der Knospen dieser zu solchen dritter Ordnung u. s. f. und so sollte die Gestalt des Ganzen in erster Linie abhängen von der durch die Knospenstellung gegebenen Anordnung und von der relativen Länge der einzelnen Baumglieder. Denken wir uns aber aus den besprochenen Jahrestrieben nach der jedem Baume eigenen Blatt- und Knospenstellung und nach den Regeln über die Aufeinanderfolge von Lang- und Kurztrieben an einem Muttерspross Bäume und Sträucher aufgebaut, so würden wir in den meisten Fällen ganz unnatürliche Bilder erhalten. Vergeblich würden wir in der Natur einen Ahorn, eine Rosskastanie suchen, welche unserer abstrakten Konstruktion ähnlich wäre.

Senkrecht in die Höhe wachsende Sprosse jugendlicher Bäume zeigen die ursprünglichen Verhältnisse in typischer Regelmässigkeit. Ein aufrechter Ahorntrieb ist stets durch die miteinander gekreuzten Sprosspaare[1]) ausgezeichnet und die äussersten Zweige der Ulmen lassen, gegen den hellen Himmel betrachtet, die zweizeilige Anordnung ihrer Seitentriebe in vollkommenster Weise hervortreten. An mehr oder weniger horizontal wachsenden Aesten des Ahorn aber, und andere gekreuztsprossige Bäume verhalten sich ebenso, bleiben die auf der Ober- und Unterseite der Triebe angelegten Tochtersprosse im Wachstum bald zurück und die Weiterbildung des Sprosssystems wird — von den Spitzenknospen abgesehen — von den auf der rechten und linken Flanke des Muttersprosses wachsenden Trieben übernommen. Schliesslich können die ober- und unterseitigen Sprosse ganz absterben, so dass dann kaum noch ein Unterschied zwischen der ursprünglich zweizeiligen Sprossanordnung der Ulme und der ursprünglich vier-

[1]) Gelegentlich stehen die Sprosse auch in dreigliederigen Wirteln.

zeiligen des Ahorn zu erkennen ist. Bei der Rosskastanie wird die Ausbildung der Zweigsysteme durch die endständigen Blütenstände und das Fehlen von Seitensprossen in den mittleren Blattachseln eines jeden Jahrestriebes stark beeinflusst. Hier können ganze Aeste aus den Fussstücken von Sprossen zusammengesetzt sein, welche jedesmal den Blattachseln der Unterseite ihres Muttertriebes entspringen, während ihre Verzweigung nur durch die Flankensprosse erfolgt (s. Fig. 20). Weniger ausgesprochen horizontal ausgebreitet sind die Zweigsysteme der Esche. Bei dem ebenfalls gekreuztsprossigen wolligen Schneeball wird bald ein oberseitiger, bald ein unterseitiger Trieb stärker als sein Schwesterspross. Auch hier wird der Gipfeltrieb zur Blütenbildung verwandt. Die blühende Zweigspitze krümmt sich wie bei der Rosskastanie nach oben, worauf jener stärkere Trieb sich in die Richtung seines Muttersprosses stellt und zu dessen horizontaler Fortsetzung wird. Gleichzeitig erfolgt Verzweigung aus den flankenständigen Seitenknospen.

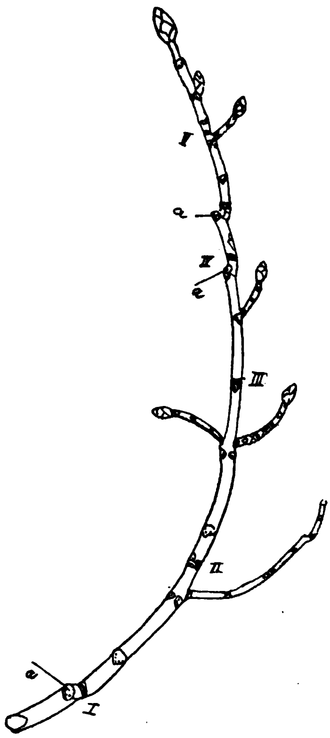


Fig. 20. Sprosskette der Rosskastanie. Bei *a* die Narben von Blütenständen, welche die Enden der verschiedenen Zweiggenerationen bildeten. Die römischen Ziffern bezeichnen die Jahrestriebgrenzen. Ausserdem zeigt der Spross die Blattnarben.

Die umgekehrte Erscheinung wie die Ausbildung der Fächerstellung bei spiraliger oder gekreuzter Sprossanordnung findet sich bei Bäumen mit zweizeiliger Knospenstellung am Jahrestrieb. Wenn hier die Seitensprosse der aufeinander folgenden, die Hauptachse aufbauenden Gipfeltriebe in einer Ebene blieben, so müssten sich flache, fächerförmige Verzweigungssysteme entwickeln, welche niemals eine allseitig ausgebreitete Baumkrone bilden könnten. In der That gleichen mitunter sechs- bis achtjährige Buchen in ihrem Umriss dem Buchenblatte und noch an mehrere Meter hohen Bäumen kann man an beschatteten Standorten die Ausbreitung des Zweigsystems erster Ordnung in einer Ebene erkennen. Dabei ist der Fächer niemals gerade aufrecht, sondern er neigt in zierlichem Bogen oben etwas über, so dass die jüngsten Triebe schräg bis horizontal stehen. Das Aufgeben der Fächerstellung wird hier dadurch eingeleitet, dass ein in der mittleren noch ziemlich aufrechten Strecke des Fächers entspringender Spross sich vertikal stellt und nun, seiner geraden Verbindung mit der Wurzel entsprechend, besonders stark sich entwickelt. Späterhin neigt auch dieser Spross sein Ende über, um von einem ähnlichen aus seiner Verzweigungsebene heraustretenden Triebe seinerseits übergipfelt zu werden. Selten freilich kommen diese Verhältnisse in solcher Einfachheit zur Beobachtung. Oft entwickeln zwei oder mehr Seitenknospen fast gleichzeitig sich zu aufstrebenden Sprossen, wodurch dann aus mehreren gleich starken, annähernd vertikalen Aesten zusammengesetzte Baumkronen entstehen können, wie sie bei Linden so charakteristisch auftreten. Ferner geht, wie schon bemerkt wurde, die zweizeilige Knospenstellung nicht selten

in spiralige über, so dass eine deutliche Fächerstellung überhaupt nicht zu Stande kommt. Namentlich pflegt sie an hellen Standorten wenig ausgeprägt zu sein. Bei den Ulmen kommt an aufrechten Sprossen eine Drehung der Verzweigungsebene fast um 90° vor, so dass ihre unteren Seitentriebe mit den späteren sich kreuzen können.

Die Seitenzweige zweiter und dritter Ordnung fallen an aufrechten Sprossen nicht mehr in die Fächerebene hinein. So würden z. B. die den Knospen der Seitenäste des Ulmenzweigs in Fig. 9 entspringenden Triebe nach hinten und vorne aus der Fläche des Papiers heraustreten. Es leuchtet ein, dass auch diese Sprosse bei kräftiger Entwickelung zur Beseitigung der Fächerform beitragen.

Kapitel II.

Ursachen der Baumgestalt.

Es bedeutete einen grossen Fortschritt in der wissenschaftlichen Botanik, als man sich nicht mehr mit der blossen Beschreibung der Pflanzengestalt begnügte, sondern die Frage aufwarf, welche Ursachen ihr zu Grunde liegen. Die Frage war kühn, aber sie erwies sich fruchtbar unter der Hand geschickter Experimentatoren, denn sie führte zu der überraschenden Entdeckung, dass die Pflanze die Fähigkeit besitzt, wesentliche Züge ihrer Gestalt unter dem direkten Einflusse äusserer Einwirkungen so zu modeln, wie es ihrem jedesmaligen Bedürfnisse entspricht. Wie das Tier ist sie im stande, Nützliches aufsuchend und Schädliches vermeidend, sich der Aussenwelt anzupassen. Vermag aber jenes durch Ortsveränderung sich ungünstigen Verhältnissen zu entziehen, so ist sie an ihren Standort gebannt und muss sich selbst verändern können, soll sie nicht ohne weiteres alles über sich ergehen lassen, was der Wechsel der Tages- und Jahreszeiten mit sich bringt.

Ohne Berücksichtigung der Frage, auf welche Weise wohl im Laufe vergangener Zeiten die äusseren Umstände zur Entwickelung der Eigenschaften unserer Pflanzen mitgewirkt haben mögen, soll hier nur gezeigt werden, wie weit wir bisher in der Erkenntnis der Abhängigkeit der im ersten Kapitel besprochenen Gestaltungsverhältnisse von der gegenwärtigen Einwirkung der Aussenwelt auf die einzelnen Individuen gelangt sind.

1. Von dem direkten Eingriff äusserer Kräfte unabhängige Erscheinungen.

Unabhängig von einer direkten Einwirkung der Aussenwelt ist im allgemeinen die Anordnung der Blätter und Knospen an den Zweigen und die gegenseitige Stellung der Blätter und Knospen zueinander. Doch gibt Kolderup Rosenvinge [1]) an, dass die „Dorsiventralität“ des Hauptsprosses

[1]) Referat der dänischen Arbeit im Botan. Jahresbericht 1888. I. 99.

der Buchen, der Unterschied zwischen Rücken- und Bauchseite, welcher sich, wie wir in Kap. I sahen, in der Verschiebung der Blätter nach der Unter-, ihrer Achselknospen nach der Oberseite der Zweige ausspricht, durch das Licht hervorgerufen werde. Bei anderen Pflanzen soll auch die Einwirkung der Schwerkraft eine Rolle dabei spielen. Die Dorsiventralität der Seitentriebe soll indes nach dem übereinstimmenden Urteil des genannten Forschers und Kny's in der Hauptsache von der Stellung derselben zur Mutterachse abhängen, also eine innere, erbliche Eigenschaft sein, und nur um ein geringes durch die Schwerkraft gesteigert werden können. Ferner ist nur durch innere Eigenschaften der Pflanze bedingt die Aufeinanderfolge von Kurztrieben und Langtrieben in einem Zweigsystem. Es ist die Entfernung vom Ende des Triebes, welche die Energie des Auswachsens einer vorhandenen Seitenknospe, d. h. die Bildung eines Lang- oder Kurztriebes, bestimmt, gleichgültig ob dieses Ende den natürlichen Abschluss des Triebes bildet oder ob wir es durch einen Schnitt herstellen. Auch die Natur von Nachkömmlingsbildungen hängt bis zu einem gewissen Grade von dem Orte ihres Mutterorgans ab, an welchem sie hervortreten. Hängen wir einen aufrecht gewachsenen Weidenzweig in normaler Richtung in einem feuchten Raume auf, so erzeugt er an seinem organisch oberen Ende, seiner Spitze, Sprosse, sei es, dass sie aus bereits vorhandenen oder aus neu angelegten Knospen entspringen; in der Nähe seines unteren Endes aber entstehen Nachkömmlingswurzeln. Bei umgekehrter Lage des Zweiges ergibt sich dasselbe Resultat, nur dass jetzt die neuen Sprosse an dem nach unten, die Nachkömmlingswurzeln an dem nach oben gerichteten Zweigende sich befinden. Es ist dieser Versuch die Illustration eines von Vöchting [1]) begründeten allgemeinen Gesetzes, nach welchem Sprosse und Wurzeln oder auch nur Stücke von solchen, soweit sie überhaupt fähig sind, Seitenorgane hervorzubringen, an ihrer natürlichen Spitze ihnen selbst gleichnamige, am entgegengesetzten Ende die ungleichnamigen Bildungen zu produzieren streben. Wurzeln oder Wurzelstücke neigen dazu, nach ihrer Spitze oder ihrem spitzenwendigen Ende hin Wurzeln, am entgegengesetzten Pole Sprosse zu erzeugen. Aeussere Umstände vermögen das Zutagetreten dieses Gesetzes zu hindern, nicht aber es völlig unwirksam zu machen. Es kann ein umgekehrt in den Boden gesenkter Steckling durch Feuchtigkeit und Dunkelheit der Umgebung, vielleicht auch durch die Schwerkraft, veranlasst werden, sich an seiner organischen Spitze zu bewurzeln; günstiger aber ist immer die aufrechte Einpflanzung, weil in dieser Lage die äusseren Bedingungen der Wurzelbildung und die inneren Dispositionen des Stecklings in gleichem Sinne wirken.

Diese inneren „Dispositionen“ müssen wir einstweilen hinnehmen, ohne sie ganz zu verstehen. Wir können zwar, wie früher hervorgehoben, durch geschicktes Beschneiden aus einer Knospe, welche im natürlichen Verlauf der Dinge einen Kurztrieb entwickelt haben würde, einen Langtrieb hervorsprossen lassen oder auf demselben Wege eine schlafende Knospe zum Austreiben zwingen. Wir können auch vermuten, dass hier der Kampf um das Wasser wieder eine Rolle spielt; wollten wir aber Vöchtings Gesetz etwa aus der Bewegung der Nährstoffe oder Aehnlichem erklären, so wäre damit, bei dem heutigen Stande unserer Kenntnisse, nicht mehr geleistet, als mit der beliebten Zurückführung einer Krankheitserscheinung auf „böse Säfte“.

---

[1]) Organbildung im Pflanzenreich. I.

2. Direkter Einfluss der Schwerkraft und des Lichtes auf die Pflanzengestalt.

Anders steht es mit den Richtungsverhältnissen der Glieder des Pflanzenleibs. Die vertikale oder horizontale Orientierung der Sprosse, die Lage der Blätter, alles das ist in hohem Masse durch die beiden Kräfte bestimmt, welche an allen Pflanzenstandorten ihre Wirksamkeit entfalten: das Licht und die Schwerkraft, und man könnte es als einen ganz besonders bewundernswerten Kunstgriff in der Organisation der Pflanze bezeichnen, dass ihr die mangelnde Fähigkeit zur Ortsbewegung gerade durch ihre Empfindlichkeit gegen diese allgegenwärtigen Faktoren ersetzt wird. Es ist die erste Bedingung für das Leben des Baumes, dass er die seinem Standorte zugemessene Lichtmenge so gut wie möglich für seine Ernährungsthätigkeit ausnutze. Dazu genügt es nicht, dass er nahrungspendende Blätter in möglichster Menge erzeuge. Dieselben müssen auch so angeordnet sein, dass sie sich nicht gegenseitig den Genuss des Lichtes streitig machen, und gerade die dieser Forderung entsprechenden Richtungen, Verschiebungen, Krümmungen und Drehungen der Zweige und Blätter werden durch das Licht selbst in Verbindung mit der Schwerkraft herbeigeführt.

Jene Empfindlichkeit ist in einigen Fällen gelenkartigen Organen eigen und bleibt diesen dann lange erhalten; im allgemeinen aber kommt sie den gewöhnlichen Geweben zu, jedoch nur so lange, als diese sich im Wachsen befinden. Die noch weichen Teile der Jahrestriebe, die noch nicht völlig ausgewachsenen Blätter und Blattstiele, sie sind es, an welchen sich der Einfluss jener Kräfte äussert. Und auch die zwischen Rinde und Holz gelegene Gewebeschicht, von welcher das Dickenwachstum der Zweige und Stämme ausgeht, besitzt die wunderbare Empfindlichkeit, so dass selbst Jahre alte Aeste noch die Richtkraft von Licht und Schwere erfahren können. So ist es der letzteren zuzuschreiben, dass, wie Frank in seinem Lehrbuch (p. 471) mitteilt, an umgekehrt aufgestellten Fichten und Rosskastanien nicht nur die neuen Frühlingstriebe, sondern auch die bereits ein- und zweijährigen völlig erwachsenen und verholzten Teile des Stammes, im Laufe des Sommers sich in einem Bogen nach oben krümmten; und ebenso bewirkt es die Schwerkraft, wenn bei der Kiefer, der Balsampappel und anderen Bäumen, die jüngsten Zweigenden sich wie Armleuchter aufrichten, später aber horizontal werden und die Aufrichtung den nächstjährigen Spitzen überlassen; dieselbe Erscheinung findet sich bei den niederliegenden Stämmen der Bergkiefer (Knieholz, Latsche) und auch hier spielt die Schwerkraft ihre Rolle. Wie wir sehen, handelt es sich in den genannten Fällen um Erscheinungen, die nicht ohne weiteres aus der mechanischen Wirkung der Schwere sich erklären lassen. Aehnliches finden wir in Bezug auf die Einwirkungen des Lichtes auf die Pflanzen; wir wollen aber zuerst versuchen, uns die Wirkungsweise der Schwerkraft allein klar zu machen.

3. Die Schwerkraft.

Ganz gewiss ist daran nicht zu zweifeln, dass die einzelnen Organe, die Bausteine des Pflanzenkörpers, ihrer Masse nach dem Gesetze der Schwere unterworfen sind; in dem lebenden Organismus aber verketten sich die einzelnen schweren Teilchen und deren Wirkungen aufeinander so, dass ihre Schwere nicht nur im Gewicht der Pflanzenteile, sondern auch in

anderen Erscheinungen zum Ausdruck gelangt, deren mechanischer Zusammenhang mit den Leistungen jener Kraft uns noch gänzlich verschlossen ist. Die Botaniker nennen solche, nicht direkt mechanisch übersehbare Wirkungen der Kräfte auf den lebendigen Organismus Reizwirkungen. Wir können beweisen, dass es eine Wirkung der Schwerkraft ist, wenn die Wurzel ihren Weg in den Boden hineinfindet und trotz aller Ablenkung durch Steine und andere Hindernisse immer wieder die Richtung nach der Tiefe einschlägt; dieselbe Schwerkraft ist aber auch die Ursache dafür, dass die Baumstämme nicht von ihrer Richtung nach oben abweichen und wiederum dieselbe hält die Aeste und Zweige fest in ihrer schrägen oder wagrechten Wachstumsbahn. Bringen wir noch wachsende Wurzeln oder Stengelgebilde aus der bezeichneten Lage heraus, so nehmen sie dieselbe durch Krümmungen wieder ein; was aber nicht geschieht, wenn wir sie gleichzeitig dem einseitigen Einfluss der Schwere entziehen. Dies wird dadurch erreicht, dass man die zu untersuchenden Pflanzenteile unter fortwährender Drehung wachsen lässt, dergestalt, dass in jedem Augenblick eine andere Seite derselben der Erde sich zuwendet. Die Schwerkraft kann jetzt keine Krümmungen veranlassen, weil solche in jedem Augenblick nach einer anderen Seite des Pflanzenteils hin ausgeführt werden müssten. Auch auf andere Art noch kann der Beweis für die Abhängigkeit der Wachstumsrichtungen von der Schwerkraft geführt werden, nämlich dadurch, dass man sie durch eine ihr ähnlich, aber in anderer Richtung wirkende Kraft ersetzt. Eine solche besitzen wir in der Zentrifugalkraft. Steckt man keimende Erbsen auf einer wagrechten Holzscheibe in der Nähe von deren Rande fest und versetzt dann die Scheibe in Drehung, so wachsen die jungen Stengelchen dem Zentrum, die Würzelchen dem Rande der Scheibe zu; diese also folgen dem Zuge der Centrifugalkraft wie sonst dem der Schwerkraft, während jene dazu gegensätzlich sich richten. Bezüglich der Wurzel lassen die vorstehenden Versuche noch immer die Möglichkeit bestehen, dass ihr Abwärtswachsen eine einfache Folge ihres Gewichtes sei, zumal Letellier (Essai de statique végétale. La racine considerée comme un corps pesant et flexible. Mem. de la soc. Linnéenne de Normandie, XVII Vol., 2. fasc., Ref. Bot. Ztg. 1893) festgestellt hat, dass abgeschnittene Hauptwürzelchen in Wasser stets mit der Spitze nach unten schwimmen und ihr Schwerpunkt unterhalb ihres mathematischen Mittelpunktes liegt. Auch dies wird aber ausgeschlossen durch die Thatsache, dass aus der Richtung gebrachte Wurzeln bei ihrer freiwilligen Abwärtskrümmung Zug- und Druckwirkungen ausüben können, welche mit ihrem Eigengewichte in keinerlei Verhältnis stehen. Ein horizontal gelegtes Würzelchen vermag z. B. mit der sich abwärts krümmenden Spitze in Quecksilber hineinzuwachsen, eine Leistung, welche es nur durch sein Gewicht niemals würde ausführen können.

Am klarsten wird die Art der Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanze vielleicht durch einen Vergleich mit dem Menschen. Uns ist die gerade aufrechte Haltung naturgemäss. Tragen wir nun mit dem einen Arme eine Last, welche uns nach dieser Seite hinzieht, so heben wir unwillkürlich den anderen Arm in die Höhe, um jener Last ein Gegengewicht zu bieten; oder, wenn das Licht uns zu grell ins Auge scheint, so verengern wir unbewusst die Pupille. Solchen ungewollten und unbewussten Bewegungen entsprechen die Krümmungen, welche die Pflanzenteile ausführen, um ihre passende Richtung inne zu halten.

Die Bedeutung der richtenden Wirkung der Erdschwere äussert sich am auffallendsten an Keimpflanzen. Wie sollte wohl das aus einer Eichel oder Buchecker hervortretende Würzelchen in den nährenden Boden hinein

gelangen, wenn nicht seine Empfindlichkeit gegen die Schwerkraft es veranlasste, sich nach unten zu krümmen, und wie sollte der junge, in dem verwesenden Laub vergrabene Keimstengel den Weg zum Lichte finden, wenn nicht dieselbe Empfindlichkeit ihm die Orientierung ermöglichte. Auch später noch ist es wichtig, dass nach jeder zufälligen Ablenkung sowohl Gipfeltrieb als Hauptwurzel vermöge jener Empfindlichkeit sich wieder in die vertikale Stellung zurückfinden. Die Tannen eines steilen Berghanges wachsen ebenso gerade in die Höhe, wie die des Bergrückens, weil die Schwerkraft sie richtet.

Die Richtung der Seitensprosse und Seitenwurzeln zu ihrem Mutterorgan erscheint zunächst bestimmt durch ihre Ursprungsrichtung, d. h. die Richtung, welche ihre Anlagen, bei den Sprossen die Knospen, inne halten. Diese aber wird, soviel wir wissen, nicht direkt durch die Schwerkraft beeinflusst. Sie hängt, wie die Knospenanordnung, von inneren Ursachen ab, die einstweilen unseren Experimenten nicht zugänglich sind. Ganz allgemein kehren die Seitenknospen ihre Spitze der Spitze des Mutterzweigs zu, einerlei, ob dieser senkrecht auf- oder abwärts oder wagrecht gerichtet ist. Dabei sind die Knospen der Weiden in jeder Lage zum Horizont dem Mutterzweige eng angedrückt, während die Knospen der Heckenkirsche fast unter rechtem Winkel vom Mutterzweige abspreizen und die der meisten anderen Holzgewächse mittlere Stellungen einnehmen. An den Wurzeln brechen die Seitenorgane im allgemeinen fast senkrecht zur Richtung der Mutterwurzeln aus deren Rinde hervor.

Das Austreiben der Knospen geschieht indessen nicht immer in der Richtung, welche durch ihre Orientierung vorgezeichnet schien, da z. B. alle dem Mutterzweige angedrückten Knospen auf diesem Wege zu unmöglichen Pflanzengestalten führen würden. Es erfolgt unter einem gewissen Winkel zur Mutterachse, dem schon erwähnten Ablaufwinkel, dessen Grösse von der Organisation der einzelnen Arten abhängt. Ehe aber die jungen Sprosse diese Richtung einnehmen, führen sie z. B. bei der Hainbuche und Linde, mancherlei Krümmungsbewegungen aus, welche zwar selbst durch die Schwerkraft beeinflusst werden, deren Einwirkung auf die bleibende Zweiglage indessen erst später zur Geltung gelangen lassen (s. Kap. III p. 78 Fig. 33—37). Die erste unzweideutige Aeusserung richtender Kräfte ist die Drehung vieler aus der Knospe hervorkommender, schief gerichteter Zweige in der Weise, dass sie eine bestimmte Seite nach oben kehren. Wir wissen bereits, dass Buchen, Hainbuchen, Ulmen und Linden ihre seitlichen Zweigsysteme annähernd fächerförmig ausbilden. Dies entspricht nicht genau der ursprünglichen Richtung der verschiedenen Sprosse jener Systeme in ihren Knospen (s. Fig. 21). In dem Fächer, den ein horizontaler Hainbuchenzweig darstellt, finden wir die Zweige erster, zweiter und dritter Ordnung alle in einer Ebene liegend und alle ihre Rückenseite (vgl. p. 5) nach oben kehrend, während sie nach ihrer Stellung in der allerfrühesten Jugend

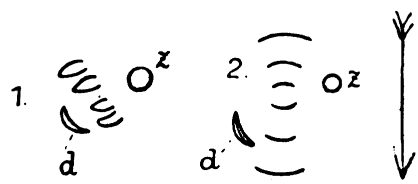


Fig. 21. Orientierung der Blätter (und damit der zugehörigen Achselknospen) in den Knospen horizontaler Zweige des Haselstrauchs (*1*) und der Hainbuche (*2*). *z* Querschnitt des Muttersprosses der dargestellten Knospen. *d* Andeutung der Lage des Blattes, dessen Achsel sie zugehören. Zwischen *d* und *z* die Blätter der Knospe. Wenn sie und ihre Achselknospen die gezeichnete Stellung beibehielten, würden sie nach oben und unten aus der Horizontalebene heraustreten. Der Pfeil bezeichnet die Richtung der Vertikale.

bald nach oben, bald nach unten aus der Fächerebene heraustreten und ihren Rücken demnach verschiedenen Richtungen zuwenden müssten.

Nach dem Heraustreten aus dem Jugendzustande haben die Seitenzweige unter fortwährendem Zusammenwirken von Schwerkraft und innerer Disposition die Lage des Ablaufwinkels angenommen, und nun beschränkt sich die Rolle der ersteren darauf, sie in dieser Lage nach Möglichkeit zu erhalten, indem sie anfangs noch ihr Längenwachstum, später ihr Dickenwachstum beeinflusst. Mit den Jahren ändert sich der Abspreizwinkel der Aeste infolge der Belastung mit Zweigen höherer Ordnung und der Zunahme des Eigengewichtes; an den jüngsten Astenden aber lassen sich immer die geschilderten Wirkungen der Schwerkraft nachweisen, sei es, dass sie dieselben horizontal wachsen macht oder sie, wie schon p. 29 erwähnt, anfangs nach Art der Hauptachse aufrichtet und später erst in die horizontale Lage bringt.

Kehrt man aufrecht gewachsene Sprosse um und lässt ihre Seitenknospen in dieser Lage austreiben, so wirkt die Schwerkraft in der Weise ein, dass die austreibenden Sprosse sich nach oben krümmen, bis sie mit dem Mutterzweig wieder ungefähr denselben Winkel bilden, wie vorher, nur dass ihre Spitze jetzt nach der Zweigbasis hinschaut.

Allgemein ist noch zu beachten, dass die Empfindlichkeit gegen die Schwerkraft in den aufeinander folgenden Zweig- und Wurzelgenerationen an Stärke abnimmt. So entschieden die aufrechten Sprosse und deren Seitensprosse erster Ordnung sie erkennen lassen, so wenig tritt sie oft in den späteren Zweiggenerationen hervor, so dass deren Wachstumsrichtungen in keiner Beziehung zur Richtung der Erdanziehung zu stehen scheinen. Andernfalls freilich machen sich, z. B. bei der Rotbuche, auch an der unbedeutendsten Kurztriebkette jährlich fast verschwindende Aufrichtungen bemerkbar, welche schliesslich zu einem kräftigen Bogen sich summieren.

Dass Nachkömmlingssprosse oft nach Art der Hauptachse von der Schwerkraft beeinflusst werden, d. h. vertikal nach oben streben, wurde schon bemerkt.

Interessant ist, dass Senkrechtstellung oder Querstellung infolge von Empfindlichkeit gegen die Schwerkraft bei unseren Bäumen auch der Ausdruck einer verschiedenen anatomischen Beschaffenheit ist. Sprosse, welche senkrechte Stellung einnehmen, sind so gebaut, dass je zwei einander gegenüberliegende Seiten nicht wesentlich verschieden sind, während quer oder schräg wachsende in Bezug auf die Anordnung der Blätter und Knospen, wie wir bei Buche, Linde etc. sahen, oft dorsiventral und im Querschnitt excentrisch gefunden werden.

Die Wirkung der Schwerkraft auf die Bäume läuft nach dem Gesagten darauf hinaus, eine gewisse Orientierung der Stämme und Aeste zum Erdradius hervorzurufen und aufrecht zu erhalten. Es wurde schon darauf hingewiesen, dass dadurch die gegenseitige Beeinträchtigung der Zweige und Blätter im Lichtgenuss verhindert werde. Ist doch die Orientierung zur Erde zugleich eine solche dem freien Himmel gegenüber, von welchem der Pflanze das lebensnotwendige Licht zugestrahlt wird.

4. Das Licht.

Es kommt aber auch dem Lichte selbst eine richtende Wirkung auf Sprosse und Blätter zu. Es besorgt gewissermassen die feinere Einstellung dieser Organe in die günstigste Lage. Dabei wirkt es bald im selben Sinne wie

die Schwerkraft, bald ihr entgegen, indem es in einer noch nicht ganz klaren Weise die Empfindlichkeit der Pflanzenteile gegen jene beeinflusst.[1])

Für jede Pflanze und für jeden Pflanzenteil gibt es eine bestimmte Stärke der Beleuchtung, welche sie sich zu verschaffen suchen und von welcher wir daher annehmen, dass sie ihren Bedürfnissen am angemessensten ist. Die hierin sich aussprechende Empfindlichkeit nennen wir die Lichtstimmung[2]) der Pflanzen und Pflanzenteile und diejenigen unter den letzteren, welche hohe Beleuchtungsgrade aufsuchen, bezeichnen wir als hoch, andere als niedrig gestimmt. Dieses „Aufsuchen“ geschieht, wie die Reaktion auf die Schwerkraft, durch Krümmungen und Drehungen besonderer Bewegungsorgane oder noch im Wachsen begriffener Pflanzenteile. Wir beschränken uns hier auf eine Darstellung der wichtigsten Lichtbewegungen von Hauptsprossen. Den Blättern wird ein besonderes Kapitel gewidmet werden.

Hauptsprosse wachsen gerade aufwärts, wenn sie von der ihnen ge-

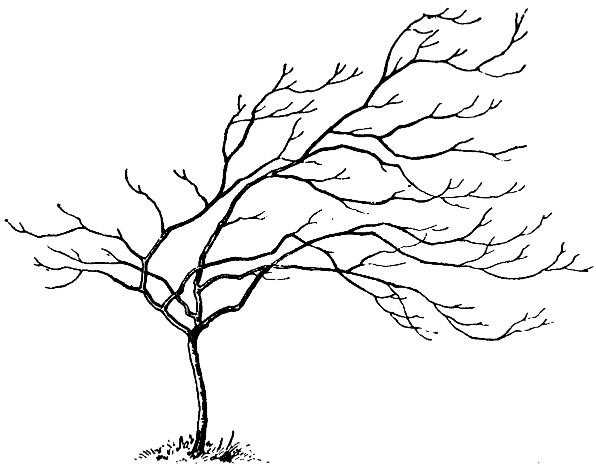


Fig. 22. Zwetschenbäumchen im Druck eines höheren Baumes seine Zweige nach dem Lichte wendend. Der Eindruck des Strebens der Aeste nach dem Lichte wird dadurch erhöht, dass die auf der beschatteten Seite derselben entstandenen Zweiglein vielfach zu Grunde gegangen sind. So tragen z. B. die Hauptäste der rechten Hälfte des Bäumchens auf der von der beherrschenden Baumkrone beschatteten Oberseite keine Seitenzweige mehr. Vielfach hat auch Kettenbildung stattgefunden nach Art der Fig. 17 auf p. 21.

nehmsten Lichtmenge, wie sie für die meisten bei uns der helle Sommerhimmel bietet, umflutet werden. Befinden sie sich in geringerer Lichtintensität, so krümmen sie sich nach helleren Stellen hin, wie wir es an den Sprossen unserer Zimmerpflanzen gewohnt sind, welche aus dem dunklen Raume hinaus dem ihnen von dem Himmel zugestrahlten Lichte entgegenwachsen. Auch Bäume und Sträucher, welche nahe der Wand eines hohen Gebäudes oder unter dem Schatten eines höheren Baumes stehen, zeigen oft in ausgezeichneter Weise die Krümmung nach dem Hellen hin. Bei Zwetschen-

[1]) E. Stahl, Einfluss des Lichts auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. (Ber. d. deutschen bot. Ges. II 1884, 383.). Oltmanns, Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. (Flora 1892.)

[2]) Oltmanns l. c.

bäumchen und spanischem Flieder kann man so die Kronen mit allen ihren Aesten nach dem Lichte hinstreben sehen. Die beistehende Abbildung (Fig. 22) zeigt eine Zwetsche im Schatten einer Balsampappel, ihre Krone nach Süden wendend. Sie liefert mit ihrer Biegung eine gute Illustration für die forstliche Redewendung: „Unter dem Druck eines beschattenden Baumes wachsen“. Fig. 23 stellt einen Zweig des spanischen Flieders (*Syringa vulgaris*) dar. Das Streben nach dem Lichte hat hier vollständig die ursprüngliche kreuzständige Anordnung der Seitentriebe verwischt, zumal die der Zweigunterseite angehörigen Knospen nicht ausgetrieben haben.

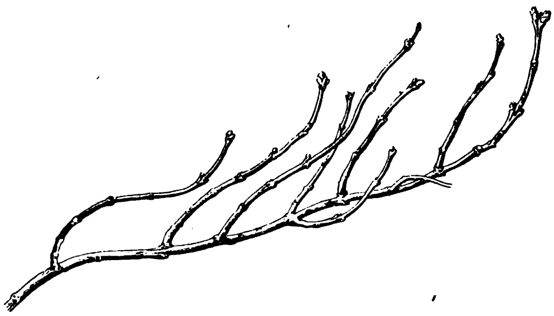


Fig. 23. Nach dem Lichte strebender Fliederzweig. Der ursprüngliche Bauplan des Sprosssystems ist durch die Wendung der entwickelten Sprosse nach dem Lichte und den gänzlichen Ausfall minder begünstigter völlig verwischt.

Die Krümmung nach dem Hellen ist um so entschiedener, je mehr die Beleuchtung hinter der günstigsten Lichtmenge zurückbleibt. Bei allzu geringer Lichtintensität aber nimmt sie wieder ab. Auch wenn das Fenster für eine Zimmerpflanze genug Helligkeit liefert, unterbleibt die Krümmung. So biegt sich ein Spross der Kapuzinerkresse auch im Dunkelkasten nicht nach einer Oeffnung hin, wenn durch diese direkte Sonnenstrahlen hereindringen. Ein solcher Versuch zeigt am besten, dass nur der Helligkeitsgrad der Lichtstrahlen für das Zustandekommen der Bewegung massgebend ist, nicht ihre Richtung, wie man früher daraus schloss, dass bei der Krümmung der Sprosse diese parallel dem Gange der hellsten einfallenden Strahlen zu stehen kommen. Bei zu grosser Lichtstärke krümmen die Sprosse sich von der Lichtquelle hinweg. Dies findet indes in unserem Klima — mit wenigen Ausnahmen — nur den direkten Sonnenstrahlen gegenüber statt. Beispielsweise erscheinen die jungen Zweige des Sanddorns (*Hippophae rhamnoides*) in freien Lagen bei Sonnenschein nach Westen oder Nordwesten gekrümmt. Ein förmliches Rotieren mit der Sonne in ihrer scheinbaren Bewegung kennt man an den Sprossen des Topinambur (*Helianthus tuberosus*). Dieselben stehen nachts vertikal aufrecht, beugen sich bei Sonnenaufgang nach Osten und folgen dann dem Laufe der Sonne bis zehn Uhr vormittags. Zu dieser Zeit ist die allgemeine Tageshelle so hoch gestiegen, dass kein Grund zur Bewegung mehr für sie vorhanden ist. Sie verharren daher in der angenommenen Stellung bis gegen vier Uhr nachmittags. Jetzt sinkt die Beleuchtung unter den günstigsten Grad: die Sprosse nehmen ihre Bewegung wieder auf und neigen sich nach Westen. In der Abenddämmerung endlich tritt wieder die aufrechte Stellung ein. Besonders tiefe Lichtstimmung besitzen die Sprosse des Epheu und des Pfennigkrauts (*Lysimachia Nummularia*). Beide weichen schon den Strahlen der gewöhnlichen Tageshelle aus indem sie sich nach Möglichkeit ihrer Unterlage anschmiegen. Nur die blühenden Sprosse des Epheu sind weniger empfindlich und vermögen auch bei heller Beleuchtung aufrecht zu wachsen. Sehr tief gestimmt sind auch Wurzeln und wurzelähnliche Sprosse, wenn sie überhaupt eine Lichtempfindlichkeit verraten, was ausgezeichnet zu ihrer Verrichtung für

die Pflanze passt, die sie nur im Dunkel des Erdbodens ausführen können. Uebrigens ist die Lichtstimmung einer Pflanze nicht unter allen Umständen dieselbe; wie bei naturgemäss im Schatten gedeihenden Gewächsen ist sie auch bei anderen tief, wenn sie im Schatten gezogen wurden; besonders hoch aber bei Lichtpflanzen und überhaupt bei solchen, welche in guter Beleuchtung erwachsen sind.

Wollen wir am Schluss unserer Betrachtungen über den Einfluss von Licht und Schwerkraft auf die Gestalt der Bäume das Resultat in ganz kurzen Worten zusammenfassen, so würde es etwa so sich aussprechen lassen: Licht und Schwerkraft beeinflussen die Richtung der Sprosse und Wurzeln in einer für das Baumleben vorteilhaften Weise. Die letztere veranlasst die Hauptsprosse senkrecht nach oben, die Hauptwurzeln senkrecht nach unten zu wachsen und die Seitensprosse und Seitenwurzeln sich mehr oder weniger horizontal auszubreiten. Das Licht veranlasst speziell die Einstellung der Sprosse in die günstigste Lichtlage und kann hierbei den Einfluss der Schwerkraft unterstützen oder ihm entgegenarbeiten. Beide Kräfte greifen — von speziellen Fällen abgesehen — nur an wachsenden Geweben an und diese besitzen ihnen gegenüber eine merkwürdige Empfindlichkeit, deren Zusammenhang mit den mechanischen und chemischen Leistungen jener Kräfte uns noch völlig unbekannt ist.

Ein gewisses Interesse bietet noch die Frage, wie wohl eine höhere Pflanze aussehen möchte, die ohne die richtende Wirkung von Licht und Schwerkraft erwüchse. Der viele Jahrtausende alte, während der ganzen Entwickelung unserer Pflanzenwelt thätig gewesene Einfluss jener Kräfte, der die erblichen oder, wie wir gerne sagen, die inneren Eigenschaften der Pflanzen mitbestimmt hat, ist in der Fragestellung natürlich ausgeschlossen. Wie ohne ihn die Pflanzen geworden wären, kann sich die kühnste Phantasie nicht ausmalen. Dass aber eine jetzt lebende Pflanze ohne jene Empfindlichkeit gegen die direkten Einwirkungen derselben existiere, lässt sich sehr gut denken und ist sogar wirklich der Fall. Eine solche Pflanze haben wir in der Mistel. Auf die Zweige dieses Schmarotzergewächses übt weder das Licht noch die Schwerkraft eine richtende Wirkung aus. Sie behalten einfach ihre Ursprungsrichtung bei. Die im Ganzen spärliche und lockere Verzweigung ermöglicht dies, ohne dass die Aeste sich gegenseitig Luft- und Lichtgenuss zu sehr beeinträchtigen; dazu kommt Gestalt und Bau der Blätter, für deren Thätigkeit es bei der Mistel vollkommen gleichgiltig ist, von welcher Seite her sie von der Sonne beschienen werden. Nur in der allerfrühesten Jugend wirkt das Licht richtend auf die Mistel ein. Die Mistelsamen werden bekanntlich durch Vögel (Misteldrossel) verbreitet, an deren Schnabel der zähe Schleim der Mistelbeeren sie anklebt oder die sie durch den After von sich geben. Im ersten Falle suchen die Tiere durch Wetzen des Schnabels an den Baumästen sich von dem Ballast zu befreien, der dann an diesen haften bleibt, bald keimt und seine erste Wurzel in die Gewebe des betreffenden Astes hineintreibt. Dieses erste Würzelchen des eben keimenden Samens ist von so niedriger Lichtstimmung, dass es sich vom hellen Himmel hinweg dem Baumzweige zuwendet. So gelangt es bei jeder beliebigen Lage des Samens mit seiner Nahrungsquelle in Berührung, die es nun ausnutzt. Die später sich entwickelnden Sprosse der Mistel wachsen nach allen beliebigen Himmelsgegenden hin, bald vertikal nach oben, bald nach unten, bald schief unter allen möglichen Winkeln gegen den Horizont, so dass schliesslich ein den Ast fast kugelig ringsum einhüllendes Gewächs sich ausbildet.

5. Der Wind.

Im Gegensatz zu Licht und Schwerkraft übt der Wind einen physikalisch unmittelbar verständlichen Einfluss auf die Tracht der Bäume aus. Die mechanische Kraft des Windes lenkt die jungen Triebe in der herrschenden Windrichtung ab und kann dadurch an ausgesetzten Orten eine bleibende Aenderung ihrer ursprünglichen Wachstumsrichtung hervorrufen. Ferner entstehen — von dem gänzlichen Zerbrechen der Stämme abgesehen — durch gegenseitiges Peitschen und Reiben der Aeste im Winde Verletzungen, welche das Absterben von normalen und die Neubildung von Ersatztrieben im Gefolge haben. Diese Wirkungen können sich mit den Folgen der durch den Wind gesteigerten Wasserverdunstung aus Blättern und Aesten zur gänzlichen Vernichtung des Baumwuchses kombinieren und zu der Erzeugung sonderbarer Gestalten, wie der Wettertannen, führen, die zum charakteristischen Inventar stürmischer Lagen gehören. Alle die genannten Wirkungen des Windes wachsen mit seiner Geschwindigkeit, und diese nimmt zu mit der Höhe über dem Boden und über dem Meere. In den untersten Luftschichten, zwischen 15 Fuss und dem Boden, erfahren die Windströmungen Störungen und Hemmungen, deren Umfang z. T. von lokalen Verhältnissen abhängt. Jene Geschwindigkeitszunahme erklärt das Absterben einzelner über die anderen hervorragender Gipfel und die besondere Gefährdung hoher Bäume überhaupt in Lagen, welche der Grenze der eben noch ertragbaren Windwirkungen sich nähern. Im hohen Norden bestimmt, wie Kihlmann (Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Helsingfors 1890) ausgeführt hat, die Höhe der Schneedecke die Grenze der möglichen Erhebung des Baumlebens über den Boden, und Aehnliches lässt sich gewiss auch in den Alpen und selbst manchen Lagen unserer Gebirge finden. Alles, was über den Schnee herausragt, geht dort unter der austrocknenden Wirkung der Stürme zu grunde, da bei dem langen Frost ein rechtzeitiger Wasserersatz vom Boden her nicht stattfinden kann. Wie rasch selbst bei grosser Kälte diese Austrocknung geschieht, zeigt ein Versuch Middendorffs (cit. bei Kihlmann). Middendorff legte am 26. November an der südlichen Abdachung des Stanowoigebirges in Ostsibirien einen in Wasser eingeweichten Handschuh auf den Schnee bei einer Temperatur, die das Quecksilber gefrieren liess. Der Handschuh war nach kaum einer Stunde so trocken geworden, dass er selbst vor dem Feuer kein Wasser mehr abgab. Auch R. Hartig glaubt, dass viele Erscheinungen des Frosttodes auf Vertrocknen der Blätter und Triebe zurückzuführen sind. Wiederholtes Gefrieren und Wiederauftauen unter der Einwirkung direkter Sonnenstrahlen und milder Winde ist deshalb die Hauptursache der Frostschädigungen, welche viele Bäume bei noch gefrorenem Boden gerade in Südlagen erleiden, weil dabei das aus den Zellen herausfrierende Wasser (s. Kap. I) rascher verdunstet, als es wieder in die Zelle aufgenommen werden kann.

Analog dem Lichte und der Schwerkraft, nicht direkt mechanisch wirksam, sondern als Anreiz für eigentümliche Wachstumsvorgänge, tritt der Wind nach Metzger auch unter gewöhnlichen Verhältnissen bei dem Dickenwachstum unserer Baumstämme zu Tage. Die betreffenden Erscheinungen können aber erst in Kapitel IV, 9 ihre Darstellung finden.

Kapitel III.

Die Knospen.

1. Definition und Zeitpunkt der Knospenanlage.

Das rasche Erwachen der Vegetation im Frühjahre lässt vermuten, dass die steigende Wärme die Pflanzenwelt nicht unvorbereitet findet. In der That wird in einer Vegetationsperiode schon angelegt, was in der nächsten zur Entfaltung gelangen soll, und nur die notwendige winterliche Umhüllung der jungen Anlagen verschleiert dem Betrachter mitunter den wahren Sachverhalt.

Die Ueberwinterungsform des jungen Jahrestriebs ist die Knospe: wie jener ein beblätterter Spross, dessen Achse aber sehr kurz bleibt und dessen Blattorgane den Bedürfnissen des Winters entsprechend gestaltet sind. Die Anlage der Knospen erfolgt schon sehr früh. Von 15 mit beschuppten Knospen versehenen Bäumen fand Albert (Forstlich naturw. Ztschr. III. 1894) an den Trieben der Weissbirke im Mai, des Schneeballs (*Viburnum Opulus*), der Esche und der japanischen Quitte anfangs Juni in den Blattachseln die zum Ueberdauern des kommenden Winters bestimmten Knospen bereits vor; in deren Innerem waren sogar schon die ersten der im nächsten Frühlinge zu entfaltenden Laubblätter in der Bildung begriffen. Andere Holzpflanzen, wie die beiden Holunderarten, die Buche, die Hasel, der Spitzahorn u. a. waren ebensoweit anfangs Juli, und zwei, der wilde Wein und der Weissdorn, anfangs August. Holzpflanzen mit schuppenlosen Knospen (siehe unten) brachten die ersten Blättchen der Knospe zum Teil schon im zweiten Jahre vor der Entfaltung hervor, also zu einer Zeit, in welcher der jene Knospen tragende Trieb selbst noch in der Knospe schlummert. Dieses merkwürdige Verhalten zeigte der Hartriegel (*Cornus sanguinea*). Die Robinie schliesst sich den erstgenannten Pflanzen an.

2. Natur der Knospenschuppen.

An einem möglichst reich ausgestatteten Laubblatte sind wir gewohnt, drei Teile zu unterscheiden: den oft etwas verbreiterten Blattgrund, den Blattstiel und die eigentliche Blattfläche oder Blattspreite. Dazu kommen bei der Mehrzahl unserer Laubhölzer (Buchen, Hainbuchen, Eichen, Birken, Haseln, Erlen, Ulmen, Weiden, Linden und Vogelkirschen) kleine, bei den Weiden grüne, sonst meist bleich oder rötlich gefärbte Blattgebilde, welche beiderseits des Blattgrundes sich finden. Es sind dies die sogenannten Nebenblätter, Organe, welche namentlich während der Knospenentfaltung eine Rolle spielen, später aber oft, doch durchaus nicht immer, zu grunde gehen.

Im Sommer spielt die Spreite der Blätter die Hauptrolle, während die anderen Teile, speziell Blattgrund und Nebenblätter, für die Beobachtung zurücktreten. Anders im Winter. Die letzten Blätter, welche ein Jahrestrieb gegen den Herbst hin hervorbringt, bleiben nicht nur absolut kleiner als die früheren, ihre einzelnen Teile ändern auch vollständig ihr gegenseitiges Grössenverhältnis. Während die Spreite mehr und mehr reduziert wird,

bewahren Blattgrund und Nebenblätter Dimensionen, welche sie schliesslich als Hauptsache erscheinen lassen. Aus ihnen gehen in den meisten Fällen die Knospenschuppen hervor. Diejenigen Knospenschuppen, welche durch besondere Ausbildung eines Blattgrundes entstanden sind, tragen auf ihrem Scheitel eine unvollkommene Spreite in Gestalt eines Spitzchens oder eines blättchenartigen Anhängsels, während die Natur zu Schuppen ausgebildeter Nebenblätter vornehmlich an ihrer Stellung zu beiden Seiten eines sehr klein gebliebenen Hauptblattes, das oft auch ganz fehlt, erkannt werden kann. Blattgrundschuppen sind z. B. die Knospenschuppen des Bergahorn, der Walnuss, Rosskastanie, Esche (s. Fig. 24), des schwarzen Holunders, des Bohnenbaums (*Cytisus Laburnum*) und der Traubenkirsche (*Prunus Padus*). Von schuppenförmigen Nebenblättern sind bedeckt die Knospen der Erle, Eiche, Buche, Linde, Hainbuche, Hasel, des Kreuzdorns und der rosen- und apfelartigen Gewächse. Bei den Erlen befindet sich schon zwischen den beiden äussersten Knospenschuppen das zugehörige Hauptblatt, wodurch deren Nebenblattnatur zweifellos dargethan wird. Schwierigkeiten bereitet die Entscheidung über die Natur der Knospenschuppen z. B. bei den Ulmen. Hier haben wir zweizeilig gestellte Blätter. Wären die Knospenschuppen Nebenblätter, so müssten sie demnach in vier Zeilen stehen, da zu jedem Blatt je ein rechts und ein links von seiner Basis stehendes Nebenblatt gehört. Die Knospenschuppen der Ulme stehen aber gerade wie die Blätter in zwei Zeilen. Wollen wir sie als Nebenblattschuppen betrachten, so müssen wir also annehmen, dass jede Schuppe an Stelle zweier typischer Nebenblätter stehe. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, dass weiter im Inneren der Knospe thatsächlich statt jener Schuppen je zwei rechts und links von der Anlage einer zusammengefalteten Blattspreite liegende Schüppchen sich vorfinden. Eine von FRANK (Lehrbuch d. Botanik II p. 263) abgebildete Eichenknospe weist zu äusserst dreissig Schuppen auf, welche Nebenblattpaare ohne Hauptblatt darstellen. Dann folgen weitere Nebenblattpaare, die anfangs unvollständig, weiter nach innen immer regelrechter entwickelte Blattspreiten flankieren [1]). Nicht immer ist übrigens bei der Bildung der Knospenschuppen die Blattspreite unbeteiligt. Die Knospenschuppen des Liguster, der Heckenkirschen (*Lonicera*), des Seidelbastes, der Kiefer, Tanne, des Taxus und Wachholder sind Blattspreiten, die zum teil von den Laubblattspreiten nur durch geringere Grösse sich unterscheiden. Auch die Schuppen der Syringen kann man als klein gebliebene Blattspreiten auffassen und bei dem wolligen Schneeball (*Viburnum lantana*) (s. Fig. 25) und dem Pulverholz (*Rhamnus Frangula*) sind die Knospen von normal ausgebildeten Blättern eingehüllt, die, von einem dichten Haarfilz bedeckt, in einem jugendlichen zusammengefalteten Zustande den Winter überdauern und zur Zeit der Knospenentfaltung zu ächten Laubblättern

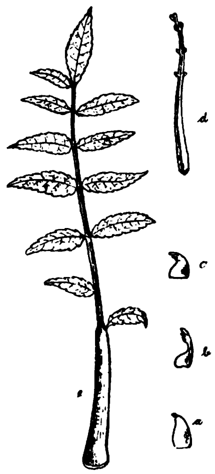


Fig. 24. Eschenblatt im Uebergang zur Knospenschuppe. Bei *e* erscheint die Spreite bereits reduziert und der Blattgrund vergrössert. Bei *d* sind die Blättchen der Spreite fast völlig geschwunden. *a*, *b* und *c* sind normale Knospenschuppen mit einem unscheinbaren Spreitenrest an ihrer Spitze.

[1]) Knospenanalysen anderer Bäume siehe bei A. HENRY: Knospenbilder. I. Nova acta acad. Leopoldino-Carolinae etc. XXII. 1847.

heranwachsen, allerdings auch wie Knospenschuppen abfallen können. Mit solchen, nicht eigentlich schuppenförmig entwickelten Blattgebilden bedeckte Knospen, nennt man offene Knospen. Als halboffen kann man Knospen bezeichnen, bei welchen die Schuppen die Innenteile nicht völlig decken, wie z. B. bei *Sambucus nigra.* Hier haben wir ein äusseres Paar trockenhäutiger grauer und ein inneres violetter saftiger Schuppen, beide überragt von anscheinend ganz schutzlosen jungen Laubblättchen. Die Oberhaut der letzteren, oft samt einer ihr folgenden Zellschicht, schlägt Falten, als ob sie für das übrige Gewebe zu weit sei. In der That finden sich zwischen ihr und dem letzteren Hohlräume, in welche grüne Zellgruppen in Gestalt von Papillen hineinragen. Die Knospen von *Sambucus racemosa* sind geschlossen.



Fig. 25. Die sogenannte offene Knospe des wolligen Schneeballs.

Die Zahl der Schuppen einer Knospe, ebenso wie die der in ihrem Inneren bereits angelegten Laubblätter, wechselt von Pflanze zu Pflanze. Eine Buchenknospe enthält an Blattgebilden z. B. 1) 2 Knospenkeimblättchen (s. u. 2), 7—8 Paare von Knospenschuppen (Nebenblätter ohne Hauptblatt), 3) Nebenblätter mit allmählich zunehmendem Hauptblatt.

Bei der Fichte kann man nach SCHUMANN [1]) 90 Knospenschuppen zählen, bei der gewöhnlichen Kiefer über 100 und bei der österreichischen Schwarzkiefer über 350; eine ausserordentlich grosse Anzahl, die sich daraus erklärt, dass hier die sämtlichen Blattgebilde des in der Knospe enthaltenen Langtriebes schuppenförmig gestaltet und schon in der Knospe fertig ausgebildet sind. Die in ihren Achseln stehenden nadeltragenden Kurztriebe befinden sich zur selben Zeit noch in embryonalem Zustande. Für die Erkennung der Zugehörigkeit einer Knospe ist bedeutungsvoll die Zahl der von aussen sichtbaren Schuppen. Es sind bei der Linde 2—3, bei der Erle 2, bei der Buche, Hainbuche, Ulme, Eiche viele; bei den Weiden nur eine (s. die Tabelle am Schluss des Kapitels).

Die obigen Mitteilungen über die Beziehungen der Knospenschuppen zu bestimmten Teilen des Laubblattes, beruhen nicht auf einer willkürlichen Abstraktion. Direkte Beobachtung und Experiment lehren übereinstimmend, dass wirklich Knospenschuppen und Laubblätter aus wesentlich gleichen Anlagen hervorgehen, über deren spätere Ausbildung dann die Umstände, d. h. ihre Beziehungen zu den übrigen mit ihnen in Wachstum und Ernährung konkurrierenden Organen des gesamten Jahrestriebs und die klimatischen Verhältnisse entscheiden. Interessant ist der von GÖBEL [2]) gelieferte direkte Beweis für diese Auffassung. Durch zeitige Entlaubung oder Entgipfelung eines Triebes kann man die eigentlich zur Entfaltung im nächsten Jahr bestimmten Knospen schon im Jahre ihrer Entstehung zum Austreiben bringen. Es werden dann auch aus Anfängen, welche im gewöhnlichen Lauf der Dinge zu Schuppen geworden wären, wahre Laubblätter. Auch die nicht seltenen Uebergangsbildungen zwischen normalen Laubblättern und Knospenschuppen führen zu dem obigen Schlusse.

Eine Sonderstellung unter den Knospenschuppen nehmen, nicht ihrer Natur — sie sind Blattgebilde wie die anderen auch — aber ihrer Anordnung nach, die sogenannten Knospenkeimblättchen ein. Bei den meisten

[1]) Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Coniferen und dikotylen Holzgewächsen. Bibliotheca botanica. 15. Cassel. 1889. Dort die ältere Literatur citirt.

[2]) Beiträge zur Morphologie des Blattes. Bot. Ztg. 1880. GÖBEL, Vergleichende Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane im Handbuch der Botanik h. von SCHENK. I, 1. Breslau 1884.

dikotylen Laubhölzern, bei Cupuliferen, Pomaceen, Rosaceen, Amygdalaceen, und auch bei Koniferen, speziell z. B. bei der Buche, der Linde und der Vogelkirsche, nicht aber bei der Erle, beginnen die Seitenknospen der Jahrestriebe mit zwei kleinen Schüppchen, die von den weiteren Knospenblättern sich dadurch unterscheiden, dass sie, auch wenn diese zerstreut angeordnet sind, einander immer annähernd gegenüberstehen. Weil sie so von der Reihe der übrigen Blätter sich absondern, wie echte Keimblätter, die ebenfalls fast stets gegenständig sind, hat man sie Keimblätter des in der Knospe befindlichen Triebes genannt, eine Bezeichnung, welche an die Zeit erinnert, in der die Botaniker darüber stritten, ob der Baum als Einzelwesen oder als Kolonie vieler Individuen — der Jahrestriebe — anzusehen sei.

Wie Gestalt und Stellung der Laubblätter, so sind auch Gestalt und Stellung der Knospenschuppen für die einzelnen Holzpflanzen charakteristisch und wertvoll, für deren Bestimmung im winterlichen Zustand, wie aus der am Schlusse des Kapitels mitgeteilten Tabelle ersehen werden kann.

Knospenhüllen besonderer Art besitzen die Platanen, Magnolien und der Tulpenbaum. Bei ersteren besteht die Knospenhülle aus einem braunen Hütchen, das gleichsam über die Knospe gestülpt ist. Es stellt wie die ähnlichen Knospendecken der beiden anderen Gattungen ein etwas absonderliches Nebenblattgebilde dar.

Eine auffallende Ausnahme von den bisher allein berücksichtigten, mit Knospen besetzten Zweigen bilden die Triebe der *Robinien*, des Pfeifenstrauchs und einiger anderer eingeführter Gewächse. An ihnen werden Knospen überhaupt nicht sichtbar, weil dieselben ganz im Gewebe ihres Mutterzweiges eingeschlossen sind. Aus ihrer sonderbaren Lage darf man aber nicht schliessen, dass diese Knospen sich ganz abweichend entwickelt hätten. In allen Fällen entspringen die regelmässigen Knospen an der Oberfläche der wachsenden Triebspitzen, und wo sie eingesenkt erscheinen, da ist diese Lage eine Folge späterer Ueberwallung und Einschliessung ursprünglich oberflächlicher Anlagen. Dabei kann der Blattgrund beteiligt sein, der z. B. auch die Ahornknospen im Sommer einschliesst, die dann allerdings beim Abfallen der Blätter frei werden. An den hellbraunen Trieben des Pfeifenstrauchs bezeichnet eine dreieckige weissliche Haut die Stelle, wo früher ein Blatt sass. In den Winkeln des Dreiecks nimmt man die Ansatzstellen der Gefässbündel des abgefallenen Blattstieles wahr und nur ein spitzes Höckerchen in seinem Mittelpunkt lässt vermuten, dass unter der Haut die Knospe vorhanden ist. Jene Haut ist ein Ueberbleibsel des Blattgrundgewebes, welches sich nachträglich über die Knospe gelegt hat. Die letztere zersprengt im ersten Frühjahre die Haut von der Mitte aus in drei Lappen, zwischen welchen sie sich, nur von zwei Paaren gegenständiger saftiger und grüner, nur an den Spitzen etwas behaarter Schuppen bedeckt, hervordrängt. Bei der Robinie verhält sich die Sache ganz ähnlich, nur pflegen hier unter jeder Haut mehrere Knospen sich zu finden, die von einem starken braunen Haarfilz umgeben sind. Fig. 26 zeigt, wie bei der Robinie in jeder Blattachsel mehrere übereinanderstehende Knospen ganz normal angelegt, dann aber von der Basis des betreffenden Blattes alle (*c*) oder zum teil (*b*) überdeckt werden.

3. Anatomisches.

Sehr verbreitet an Knospen ist das Vorkommen von Haaren an ihren inneren Teilen. Es sind dies teils seidige oder wollige Gebilde (Buche, Hain-

buche, Linde), die den jungen, von den Schuppen umschlossenen Laubblättchen ansitzen, teils Organe, welche harzige Stoffe absondern. Letztere finden sich z. B. in den Knospen der Birke und zwar an allen inneren Oberflächen derselben, auch an der Innenseite der Knospendecken. Es sind mehrzellige aus je einer Epidermiszelle hervorgehende Gebilde. Ihr Sekret wird als Betuloretinsäure bezeichnet. In allen Fällen besitzen sie wohl mehr die Bedeutung, gegenseitige Reibungen und Verwachsungen jener Blättchen zu verhüten und sie gegen Druck und Stoss zu schützen, als sie, wie ein warmes Kleid, vor Frost zu bewahren. Um letzteren Zweck zu erfüllen, wäre der Pelz doch gar zu dünn und selbst ein dickerer würde im Winter einen Temperaturunterschied zwischen einem so kleinen Körperchen wie der Knospe und der Umgebung nicht aufrecht erhalten können. Besonders erwähnt seien noch die Haare der Knospendecke der Eschen, welche die schwarze Farbe derselben hervorrufen. Es sind einzellige becherförmige kurz gestielte Gebilde, mit schwarzbraunem Zellinhalte. In vielen Fällen sind die Haare der Knospenoberfläche auf Franzen am Rande der einzelnen Schuppen oder auf einen unbedeutenden Filz in der Nähe der Schuppenspitzen beschränkt. Bei Untersuchung ihres anatomischen Baues lassen die Knospenschuppen eine Oberhaut unterscheiden, deren Zellen gewöhnlich, namentlich an der Knospenaussenfläche, verdickte und selbst verholzte Wände besitzen und ausserdem mit einem Wachsüberzug versehen sein können, dessen Wirkung noch durch mannigfache von Haaren oder Epidermiszellen selbst (Pappeln) ausgehende Absonderungen von harz- oder gummiartigen Stoffen unterstützt oder ersetzt wird. Der starke Glanz der förmlich lackierten Knospen der Aspe, Glanz und später die Klebrigkeit der Knospen der Rosskastanie, der Harzüberzug der Knospen mancher Koniferen, besonders dick bei der Balsamtanne, beruhen auf solchen Sekreten. Alle die angegebenen Eigenschaften, zusammen noch mit dem völligen oder fast völligen Fehlen der sonst den Blättern zukommenden Spaltöffnungen, wirken darauf hin, die Wasserverdunstung aus dem Knospeninneren heraus zu verhindern, und das ist auch die wichtigste Leistung der Knospenschuppen. Gegen den winterlichen Frost können sie, wie wir schon sahen, keinen Schutz bieten; ein solcher ist auch nicht notwendig, da die lebendige Substanz unserer Holzpflanzen selbst starke Kälte verträgt, wenn sie nur Zeit gehabt hat, sich, wie es beim Herannahen des Winters geschieht, dararauf einzurichten. Wasserverlust aber muss gehemmt werden; denn wenn auch Wassergehalt und Wasserbedürfnis des Knospeninneren nicht gross sind, so würden die stark austrocknenden Winde, bei der im Winter ruhenden Wurzelthätigkeit doch bald den Tod seiner Zellen herbeiführen. Gar kein Zweifel über diese Bedeutung der Knospenschuppen ist möglich bei Pflanzen südlicher Klimate, welche, wie die Steineiche (*Quercus ilex*), gerade in der heissen Jahreszeit, der Trockenheit wegen, unter Knospenbildung ihre Vegetation unterbrechen. Beiläufig bemerkt, sind auch die Knospen dieser Pflanze mit Haaren bedeckt

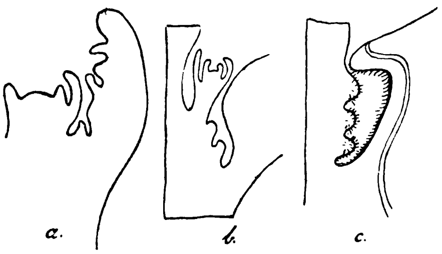


Fig. 26. Anlage der Seitenknospen in einer Blattachsel der Robinie. *a* sehr jugendlicher Zustand. Die zackige Hervorwölbung rechts ist ein junges Blatt, in dessen Achsel eine Knospe als kleine Pyramide steht. *b* und *c* zeigen wie die Basis jenes Blattes — von rechts her — drei in seiner Achsel befindliche Knospen überdeckt. (Nach Feist.)

und die Zwischenräume zwischen ihren Knospenschuppen mit solchen erfüllt. Ausserdem ist ihre Oberhaut durch Korkzellen verstärkt, wie solche nach Grüss[1]) auch in den Knospenschuppen der Linden, Weisstannen, Kiefern, Birken und Rosskastanien vorkommen.

Die unter der Oberhaut gelegenen Zellen der Knospenschuppen sind, soweit diese letzteren zu der äusserlich sichtbaren Decke der Knospen gehören, gewöhnlich dickwandig und mit braunen Inhaltsresten erfüllt. Weiter im Inneren der Knospe und auch in den durch die Nachbarschuppen bedeckten basalen Teilen der äusseren Schuppen aber gleichen sie gewöhnlichen Blattzellen und können sogar Chlorophyll und Stärke oder fettes Oel führen. Auch Kristalle von oxalsaurem Kalcium sind in diesem Teile der Schuppen häufig, den wir auch von Gefässbündeln durchzogen finden.

Nicht berücksichtigt wurde bisher bei der ökologischen Beurteilung der Knospeneinrichtungen die von der freilich sehr reduzierten Tierwelt im Winter den Pflanzen drohenden Gefahren. Dass harte Schuppen, Haare und Harze dazu beitragen, die Knospen ungeniessbar zu machen, leuchtet ein und dieser Schutz wird noch verstärkt durch bittere Beschaffenheit der lebenden Knospenteile, Schleimgehalt (Linde) oder Milchsaft (Spitzahorn), auch wohl das Harz und das verbreitete Vorkommen harter Kristalle von Kalkoxalat. In den Knospenschuppen der Weinrebe nimmt das letztere die Gestalt spitzer Nadeln, sogenannter Raphiden, an, für welche Stahl (Pflanzen und Schnecken. Jena 1888) speziell nachgewiesen hat, dass sie ein ausgezeichnetes Schutzmittel gegen die Angriffe der Schnecken bilden. Gegen gewisse Feinde, die gerade im Winter oder im ersten Frühjahr mitunter massenhaft auftreten, bieten die Knospenhüllen keinen Schutz, nähmlich gegen Gallwespen und Gallmücken. *Neuroterus lenticularis*, die Bewohnerin linsenförmiger Gallen an Eichenblättern, legt ihre Eier in die Knospen nicht nur der Eichen, sondern auch der verschiedensten anderen Pflanzen, z. B. Ahorn, Hasel und Kreuzdorn, ohne sich durch deren Schuppen stören zu lassen, und die Larven der Buchengallmücke vermögen sich zwischen den noch völlig geschlossenen Schuppen der Buchen hindurch bis zu den für ihren Angriff geeigneten jungen Blättchen hin zu arbeiten. Natürlich thut dies dem Wert der Schuppen anderen Schädigungen und Schädlingen gegenüber keinen Eintrag.

4. Das Austreiben der Knospen.

Die winterliche Ruheperiode unserer Bäume ist nicht eine direkte Folge der klimatischen Verhältnisse. Stellt man im Herbst im Topfe gezogene Buchen ins Zimmer und lässt sie dort den Winter verleben, so werfen sie kaum später als im Freien ihre Blätter ab und öffnen ihre Knospen erst im nächsten Frühjahre. Sie haben sich, wie die Eichen und auch andere Holzgewächse, nach einem Ausdrucke Nolls so fest eingelebt in den ursprünglich durch das Klima hervorgerufenen Wechsel zwischen Ruheperiode und Vegetationszeit, dass sie niemals davon abgehen. Andere Bäume, wie Kirsche und Pfirsich, sind in Ceylon immergrün geworden. Anfangs- und Endpunkt der Ruhezeit kann durch die Witterungsverhältnisse verschoben, die Ruhezeit selbst aber nicht beseitigt werden. Auch hierin spielen die inneren Dispositionen der Bäume eine grosse Rolle. So sind Birke und Erle schon im März bereit, bei günstiger Witterung auszutreiben, während die Eiche diese Fähigkeit erst im Mai erlangt. Selbst bei Bäumen, welche man im Winter durch Zimmerwärme zum Austreiben veranlassen kann, ist dies

[1]) Beitr. z. Biol. d. Knospe. Pringsheims Jahrb. 1892.

erst nach Ablauf einer gewissen Ruheperiode möglich. So blühen Kirschenzweige, Ende Oktober ins Zimmer gebracht, nicht auf, während man sie von Anfang Dezember ab langsamer, im Januar rascher durch Wärme zum Blühen bringt. Ebenso konnte A. Fischer im Oktober einen ins Zimmer genommenen Lindenast nicht zum Austreiben zwingen, wohl aber einen solchen, den er Mitte November hereingestellt hatte. Die Gründe für dieses Verhalten der Bäume sucht A. Fischer [1]) in Stoffwechselprozessen, welche während der Ruhezeit im Baume und speziell auch in den Knospen sich vollziehen. Im Oktober, nach dem Laubfall, enthalten die Knospen grosse Stärkemengen in den Schuppen und in dem Knospengrund, während der Vegetationspunkt mit seinen Blattanlagen stärkefrei ist. Im Laufe des Winters erfährt jene Stärke zum Teil Umwandlungen in fettes Oel und andere Stoffe, zum Teil aber steigt sie auch in die oberen Teile des jungen Triebes empor und erst wenn diese Veränderungen bis zu einem gewissen Grade vorgeschritten sind, ist es den Knospen möglich, bei genügender Wärmezufuhr auszutreiben. Uebrigens reichen die genannten in der Knospe selbst aufgespeicherten Nährstoffe nicht weit. A. Fischer fand, dass sie bereits nach stärkerer Schwellung der Knospe und beginnender Streckung der Knospenachse verbraucht sind, die weiterhin nötigen Nährstoffe also von den jungen Blättern selbst erzeugt oder aus den Zweigen herbeigeführt werden müssen.

Gehen wir jetzt auf den Vorgang der Knospenöffnung und der Entwickelung des jungen Jahrestriebes näher ein.

Der im 3. Abschnitte beschriebene anatomische Bau der Knospenschuppen, namentlich ihr Gehalt an Stärke und fettem Oel, die beide als wichtige Rohstoffe für den Aufbau des Pflanzenkörpers bekannt sind, zeigt schon, dass die Knospenschuppen noch mehr zu leisten haben, als nur zur winterlichen Decke zu dienen. In der That entfalten sie beim Schwellen und Aufbrechen der Knospen im Frühling eine weitere Thätigkeit. Wenn die Zellen des jungen Triebes zu wachsen beginnen, strömt ihnen reichlich Wasser zu, welches sogar in Tropfen in die Lufträume des Knospeninneren ausgepresst werden kann. In diesem Zustand steigt die Empfindlichkeit vieler Pflanzen gegen Kälte und Wasserverlust auf einen hohen Grad und es ist daher wichtig, dass ihnen auch bei ihrer Vergrösserung die schützenden Schuppen noch eine Weile erhalten bleiben. Diese wachsen denn auch unter starker Zellvermehrung an ihrem Grunde mit, eben auf Kosten ihrer Stärke oder ihres Oeles, die vielleicht selbst noch anderen Teilen des neuen Sprosses zugute kommen. Bei den Koniferen ist die völlige Entleerung der Schuppen an deren Umbiegung nach aussen zu erkennen. Die inneren Knospenschuppen bilden auch nach der Knospenöffnung eine Kappe über den jungen Trieb und selbst wenn diese gesprengt ist, können die zu einen bis mehrere Centimeter langen Bändern heranwachsenden Nebenblätter noch Schutz bieten. So wirksam wie die Knospenschuppen können diese nur lose deckenden zarten Gebilde natürlich nicht sein. Es handelt sich ja aber auch zur Zeit des Knospenaufbruchs um geringere Gefahren. Das Sinken der Temperatur erreicht zur Zeit der Spätfröste in der Regel erst kurz vor Sonnenaufgang einen bedenklichen Grad, so dass die Frostgefahr nur auf eine ganz kurze Zeit beschränkt ist. In diesem Falle kann dann natürlich schon die durch die Knospendecken bewirkte geringe Verzögerung der Abkühlung von Bedeutung sein. Versuche von Grüss mit *Betula alba* L., *Picea obovata* Led. und *Picea Engelmanni* Eng. ergaben, dass junge Triebe

[1]) Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse (Pringsheims Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. (Bd. XXII. 1890.)

dieser Pflanzen ohne jene Kappe einer Nachttemperatur von — 5° ausgesetzt und dann ins Zimmer gebracht in der That abstarben.

Manche junge Triebe verharren übrigens merkwürdig lange im Frühjahr, auch ohne besondere Schutzmittel, mit ihren Laubblättern ohne merklichen Schaden im halbentwickelten Zustande. Bei den Syringen z. B. öffnen sich die Knospen schon sehr frühe; die herausgetretenen Blättchen bleiben dann aber noch viele Tage lang klein und nur halb entfaltet, wohl bis eine entschiedene Erwärmung des Bodens eingetreten ist und die Wurzeln mehr Wasser zuführen. Nach Stahls Versuchen (Bot. Ztg. 1894) verlieren jene unentwickelten Gebilde durch Verdunstung viel weniger Wasser als die fertigen Blätter, woraus sich ihre Haltbarkeit zur Zeit mangelhafter Wasserversorgung erklärt. Dass sie deshalb Spätfröste gut überstehen, begründet noch keinen Zweifel an der im Vorstehenden vertretenen Auffassung der Knospenschutzmittel. Wir kennen ausserdem Unterschiede in der Empfindlichkeit von Zellen gegen Wasserverlust in allen Gebieten des Pflanzenreichs und so dürften wir hier auch annehmen, dass die Beschaffenheit der lebendigen Substanz der jungen Blättchen der Syringen, der tatarischen Heckenkirsche und sonstiger frühzeitig ihre Knospen sprengender Pflanzen ihnen andere Schutzmittel gegen die Gefahren des Frühlings entbehrlich macht. Gibt es doch Pflanzen, z. B. manche Erica-Arten, deren Blüten den ganzen Winter über ungestraft ihre nahezu fertige Krone dem Wetter aussetzen. Die sehr empfindlichen jungen Fichten im ersten Lebensjahr und die ebenso empfindlichen Triebe der Eichen erscheinen in der Regel erst zu einer Zeit, in welcher die Gefahr der Spätfröste vorüber ist. Dasselbe gilt von dem Wipfeltrieb älterer Fichten und Tannen. Sein spätes Austreiben bewirkt, dass er erhalten bleibt, wenn andere weniger wichtige Sprosse Maifrösten zum Opfer fallen. Bei der Schwarzerle können besonders starke Spätfröste die Blattränder, nicht aber die ganzen Triebe, töten und Kiefer und Birke sind gegen Frost ganz unempfindlich. Für Buchen ist im ersten Lebensjahre Spätfrost tötlich und auch später leiden die jungen Triebe darunter bekanntlich manchmal in grosser Ausdehnung. Für die Akklimatisation fremder Pflanzen oder die Besiedelung exponierter Standorte kann, wie Noll vor einigen Jahren ausführte, das Auftreten einzelner frostharter Knospen und Triebe an sonst empfindlicheren Arten Bedeutung gewinnen, wenn es gelingt, von solchen ausgehend, frostharte Rassen zu züchten.

Gelegentlich der Besprechung des Verhaltens der jungen Triebe den Spätfrösten gegenüber mag noch einer Erscheinung gedacht werden, welche beim Zerschneiden der Knospen oft auffällig hervortritt. Es ist das ein Zerreissen von Knospenschuppen in je zwei Lamellen, was daher rührt, dass deren Gewebe von grossen Lufträumen durchzogen wird und somit ihr innerlicher Zusammenhang nur ein geringer ist. Diese Hohlräume findet man nach Spätfrösten bei schon geöffneter Knospe z. B. am Haselstrauch und dem Spitzahorn mit dicken Eisstücken erfüllt. Sie dienen also dazu, das Wasser, welches etwa aus den Zellen des jungen Triebes ausfriert, aufzunehmen und bis zur Wiederaufsaugung beim Auftauen gegen Verdunstung zu bewahren. Eine ähnliche Erklärung gibt Grüss den Hohlräumen, welche bei manchen Pflanzen, z. B. der Lärche, unterhalb der Knospen im Inneren des Tragzweiges vorkommen. Die ersterwähnten Lufträume sind in grünen, nicht trockenen Knospenschuppen recht verbreitet.

Verlassen wir die Knospenschuppen und wenden wir unsere Aufmerksamkeit den tiefer im Knospeninneren gelegenen Gebilden zu, so finden wir hier die jungen Laubblättchen, und diese um so weniger entwickelt, je tiefer wir in die Knospe eindringen. Die jüngsten von ihnen liegen dem

Centrum der Knospe am nächsten, welches gebildet wird von dem Gipfel des jungen Jahrestriebes, als dessen äusserste oder unterste Anhangsorgane wir die Knospenschuppen kennen gelernt haben. Es spricht sich hierin das allgemeine Gesetz aus, welches die Anlage der Blätter eines Sprosses beherrscht. Alle diese Organe entstehen „akropetal am Vegetationspunkt", d. h. sie kommen an dem weiterwachsenden Sprossgipfel in ununterbrochener Reihenfolge zum Vorschein. Niemals entsteht ein neues Blatt zwischen schon vorhandenen älteren Anlagen: Es ist, wie das jüngste, stets auch das oberste, dem Sprossgipfel zunächst liegende. Der Sprossgipfel selbst hat die Gestalt eines stumpfen Kegels, der, bald spitzer, bald flacher, ungefähr der nebenstehenden Figur (s. Fig. 27) entspricht. Die Blattanlagen treten als stumpfe Höcker an ihm hervor, die sich allmählich vergrössern, so dass sie

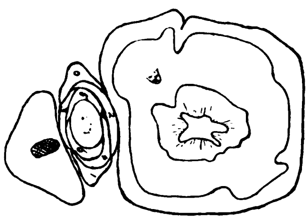


Fig. 28. Querschnitt durch die Sprossachse (rechts), eine Nadel (links) und die in deren Achsel befindliche Knospe eines Piniensämlings. *0* und *1* „Knospenkeimblättchen". Blatt 2 der Knospe ist nach links, die Nadel in deren Achsel die Knospe sitzt, nach rechts verschoben. Im Original die Verschiebung von *2* noch bedeutender. Nach Weisse.

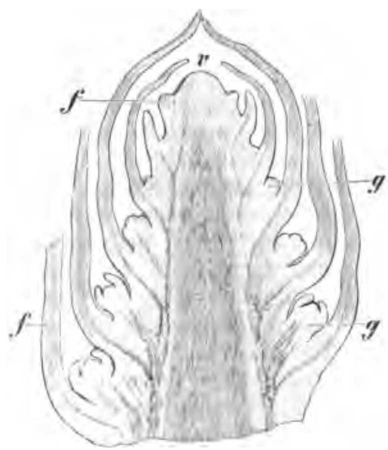


Fig. 27. Sprossgipfel einer phanerogamen Pflanze. *v* Vegetationspunkt *f* Blattanlagen, *g* Achselknospenanlagen. Stark vergrössert. *B.L.*

bald über ihm zusammenneigen und auf diese Weise ein Schutz für seine sehr empfindlichen Zellen werden. Eng verknüpft mit der Anlage der Blätter ist die der Knospen, die ja auch am fertigen Spross sich immer in der Nachbarschaft der ersteren befinden. Sie entstehen ebenfalls als Höcker und zwar zum Teil schon früher als das zugehörige Blatt.[1])

Schon in diesem frühen Stadium fällt die Entscheidung über die später hervortretende Anordnung der Blätter und Knospen. Diese Anordnung gehört zu den erblichen Eigenschaften der einzelnen Pflanzen. Aus der Kette der sie herbeiführenden Ursachen wissen wir aber wenigstens soviel, dass die Platzverhältnisse am Vegetationspunkt, d. h. der Raum, welcher den einzelnen Blattanlagen zur Verfügung steht, für das Zustandekommen einer Blattstellung mitbestimmend sein kann. Ein gutes Beispiel hierfür bieten nach Untersuchungen von Weisse (Flora 1891, 58) die Seitenknospen von Koniferenzweigen (s. Fig. 28). Die beiden ersten Blätter dieser Knospen stehen als „Knospenkeimblättchen" einander gegenüber und zwar

[1]) Göbel, Vgl. Entwickelungsgeschichte der Pflanzenorgane im Handbuch d. Botanik h. v. Schenk.

rechts und links von der Nadel, in deren Achsel die betreffende Knospe sich befindet.

Ihnen folgen andere Blätter resp. Nadeln, welche nun entweder in gekreuzten Paaren, in dreigliedrigen Quirlen oder in Spiralen angeordnet sind. Ob diese Spiralen nach rechts oder nach links um den jungen Spross herumlaufen, das hängt wesentlich von der Stellung ihres ersten Blattes, also des dritten Sprossblattes (2 in Fig. 28) ab. Dieses ist im Gegensatz zu den Knospenkeimblättchen im allgemeinen dem Stamme zugewandt, wird aber aus dieser Stellung durch den Druck der über der ganzen Knospe stehenden Blätter des Muttersprosses, durch seitliche Verschiebung des Blattes, in dessen Achsel die Knospe sitzt, oder durch schiefen Ansatz des letzteren nach rechts oder links gedrängt, womit dann die Richtung der Spirale gegeben ist.

Ein anderes Beispiel bieten die Keimlingsknospen der Douglastanne und anderer Abietineen. Den regelmässig quirlständigen Cotyledonen reihen sich hier die nächstfolgenden Nadeln völlig regellos an, bis späterhin eine bestimmte Spiralstellung sich ausbildet. Jenes anfängliche Fehlen einer regelmässigen Nadelanordnung hängt nach Schwendener (Mechan. Theorie der Blattstellungen) damit zusammen, dass bei dem raschen Erstarken der Sprossachse des Keimlings das Verhältnis der Grösse der einzelnen Nadelanlagen zu dem Sprossumfang sich unregelmässig ändert. Im weiteren Verlauf des Wachstums nimmt dieses Verhältnis allmählich eine konstante Grösse an und damit wird auch die Blattstellung konstant.

Das Zusammenneigen der jungen Blättchen über den Vegetationspunkt wird durch ungleichmässiges Wachsen derselben hervorgerufen. Anfänglich verlängert sich ihre den Knospenschuppen zugewandte Seite mehr als die andere, wodurch denn die letztere konkav wird und die Biegung nach dem Vegetationspunkt hin zustande kommt. Später tritt das Umgekehrte ein. Die Innenseite der jungen Blätter wächst rascher als ihre Aussenseite, so dass jene erste Krümmung ausgeglichen und oft sogar in die entgegengesetzte verwandelt wird. Durch ähnliche Wachstumsvorgänge erfolgt die Oeffnung der Knospe, das Zurückschlagen der Schuppen und die Ausglättung der Falten, in welche das junge Blatt in der Knospe zusammengelegt war.



Fig. 29. Querschnitt durch eine Knospe der Schwarzpappel. Die Knospenschuppen *k* zeigen dachziegelige Deckung, die Laublätter *l* haben eingerollte Knospenlage. Zu jedem Laub-Blatt gehören zwei Nebenblätter *ss*. *B.L.*

Diese Falten sind für die einzelnen Pflanzen und für ganze Verwandtschaftskreise immer dieselben. So zeigen die Pappelblätter (Fig. 29) in der Knospe eine Einrollung ihrer Seitenränder nach dem Knospeninneren hin, während die Weidenblätter in derselben Richtung einfach kahnförmig — vom Mittelnerv als Kiel aus — zusammengebogen sind. Die Blatthälften der Kirschen und ihrer Verwandten liegen vom Mittelnerv aus nach der Blattoberseite hin zusammengeklappt flach aufeinander. Auch bei den Linden (Fig. 30), Ulmen und Haseln findet sich dies Zusammenklappen, hier vereint mit Runzeln und der Richtung der stärkeren Seitennerven folgenden ziemlich flachen Falten. Die jungen Blätter der Buche, Hainbuche und unserer beiden Ahornarten sind mehr fächerartig zusammengelegt, in Falten, welche bei der Hainbuche auch am

ausgewachsenen Blatte noch etwas merklichzu sein pflegen, bei den Rotbuchen aber fast völlig geglättet werden. Schwarzerle und Birke (Fig. 31) schliessen sich der Rotbuche an.

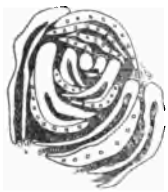

Fig. 30.


Fig. 31.


Fig. 32.

Fig. 30. Querschnitt der inneren Teile einer Lindenknospe. Zwischen den zusammengeklappten Blättern die Nebenblätter. Nach N. J. C. Müller. — Fig. 31. Querschnitt einer Birkenknospe. Nach N. J. C. Müller. — Fig. 32. Querschnitt der Platanenknospe. Ausser den Blättern treten die tutenförmigen Nebenblattgebilde hervor. Nach N. J. C. Müller.

Die Blätter der Platane (*Pl. occidentalis*) wiederholen die Knospenlage der Zitterpappel mit dem Unterschied, dass ihre Seitenränder, nach aussen, also nach der späteren Blattunterseite hin, eingerollt sind (Fig. 32).

Bei der Rosskastanie und den Rosen sind die einzelnen Blattteile nach der Knospenspitze hin nebeneinandergelegt und jeder für sich gefaltet. Kurz hingewiesen wurde schon darauf, dass die jungen Blättchen in der Knospe durch Haare, harzige oder bittere Substanzen gegen Beschädigung durch die Angriffe von Tieren und den gegenseitigen Druck geschützt sind. Alle diese Dinge sind embryonale Einrichtungen, welche später entbehrlich werden und daher mehr oder weniger verloren gehen. Nur in den Winkeln der Nerven halten sich auf der Unterseite vieler Blätter (Hasel, Erle, Linde u. a.) kleine Haarbüschel, welche Milben zur Wohnung dienen, von denen manche annehmen, dass sie durch Vertilgung von Pilzsporen ihren Hauswirten Gegendienste leisten. Die jugendliche Behaarung speziell scheint, indem sie die nächtliche Abkühlung verlangsamt, auch die bessere Ausnutzung der geringen Frühlingswärme zu begünstigen. Wenigstens absorbieren nach N. J. C. Müller (Bot. Unters. I, 388) die Blätter der Silberlinde, solange sie ihr jugendliches Haarkleid noch tragen, mehr Wärme als später, während ganz haarlose Blätter (Pappel, Tulpenbaum) sich umgekehrt verhalten.

Vorübergehend erwähnt wurden schon im Kap. II die nickenden Bewegungen, welche viele Knospen zur Zeit des Laubausbruches ausführen. Viele der letzteren sind im geschlossenen Zustande dem sie tragenden Zweige mehr oder weniger fest angedrückt. Während des Aufspringens macht dann der junge, aus der Knospe heraustretende Trieb seitliche Krümmungen, wie bei Weiden, Pappeln und Stachelbeersträuchern (s. Fig. 33 u. 34), oder er wendet sich fast unter rechtem Winkel von seinem Mutterzweige ab (Hainbuche, s. Fig. 35). Beachtenswert ist auch die Lage der etwas älteren, aber immer noch jugendlich weichen Triebe. Bei Hainbuche, Hasel (s. Fig. 36), Linde hängen sie sowohl an senkrecht wie an wagrecht gewachsenen Zweigen nach der Erde hin herab, eine Erscheinung, welche wieder zu den Spätfrösten in Beziehung gesetzt werden kann. In der genannten Lage ist die Abkühlung der Blätter durch Ausstrahlung geringer, als wenn sie horizontal oder dem Himmel zugewandt wären, und dann bieten so die älteren äusseren Blätter und die Nebenblätter den empfindlicheren jüngsten

Sprossteilen die beste Bedeckung (s. Fig. 36 u. 37). Auch das Herabhängen der jungen Teilblättchen bei der Rosskastanie gehört hierher. Thatsächlich sind die Blätter gerade dieses Baumes, zur Zeit der Entfaltung, nach Stahl,



Fig. 33. Fig. 34. Fig. 35. Fig. 36. Fig. 37.

Fig. 33. Zweig der Zitterpappel. Die eben aus den Knospen tretenden Sprosse führen Krümmungen aus. — Fig. 34. Stachelbeerzweig mit jungen Seitentrieben in Krümmungsbewegungen. — Fig. 35. Austreibende Knospen der Hainbuche in Krümmungsbewegungen. Die Zwischenräume zwischen den Knospen sind stark verkürzt gezeichnet. — Fig. 36. Haselzweig mit aufbrechenden Knospen. — Fig. 37. In der Entfaltung begriffene Lindenknospe. Die älteren Blätter und Nebenblätter schützen die jüngeren Teile gegen zu starke Abkühlung durch Ausstrahlung.

besonders empfindlich gegen ungünstige Witterungsverhältnisse. In den Tropen dient ein solches Herabhängen von jungen Blättern und ganzen Zweigen nach Stahls Beobachtungen in Buitenzorg (Annales du Jardin botanique de Buitenzorg, Vol. XI, 1893) als Schutz gegen die zerstörende Wirkung der stets senkrecht niedergehenden Regengüsse, von deren Gewalt wir keine Vorstellung besitzen. Um daran zu erinnern, dass nicht alle Bäume der vorgenannten Einrichtungen bedürfen, sei erwähnt, dass die in der Entwickelung begriffenen Triebe der Traubenkirsche (*Prunus Padus*) bereits bei der Oeffnung der Knospe aufwärts gerichtet sind (s. Fig. 38). Uebrigens ist auch bei ihnen der Schutz der zartesten, innersten Teile durch ältere Blätter und Nebenblätter nicht versäumt.



Fig. 38. In der Entfaltung begriffene Knospe von *Prunus Padus*.

6. Zukömmlingsknospen.

In unseren bisherigen Betrachtungen erschienen die Knospen teils als Abschluss des Jahrestriebs teils als Seitenorgane, welche in spitzenwendiger Folge mit den Blättern am Vegetationspunkt der Sprosse angelegt werden.

Letztgenannter Ort ist indessen nicht der einzige, an welchem Knospen entspringen können. Bei vielen Pflanzen kommt auch älteren Geweben, die den verschiedensten Teilen des Pflanzenkörpers angehören, das Vermögen zu, Knospen zu erzeugen. Bei den uns interessierenden Holzgewächsen ist es, wenn überhaupt vorhanden, auf Stamm und Wurzel beschränkt, spielt aber da eine sehr wichtige Rolle.

Man bezeichnet Knospen, welche in der angegebenen Weise, gewissermassen ausser der Reihe, auftreten, als Adventivknospen, Zukömmlingsknospen oder Zukömmlinge. Sie dürfen nicht verwechselt werden mit den früher besprochenen schlafenden Knospen, welche ebenfalls ausser der Reihe austreiben können, aber doch in der Reihe der übrigen am Vegetationspunkt angelegt werden. Adventivknospen können sich direkt aus Zellen entwickeln, deren Bildungsthätigkeit bereits erloschen war. Dies ist z. B. der Fall an Begonia-Blättern, welche die Gärtner, um Vermehrung zu erzielen, abschneiden und auf feuchten Sand legen. Bei den Holzgewächsen entstehen Adventivknospen in der Regel an Wunden oder an Wurzeln.

Wird der Stamm eines zu Adventivbildungen neigenden Baumes abgehauen, so pflegen alsbald im Kreise rings um die Wundfläche herum, nahe unterhalb der Wunde oder aus dem sie überdeckenden Ueberwallungsgewebe Knospen hervorzutreten, welche, wenigstens zum Teil, auch zu neuen Trieben auswachsen, die sich durch eigene Bewurzelung von dem verwesenden Stumpfe vollständig unabhängig machen können. Auf diese Weise entsteht der Stockausschlag; doch sei hier nochmals daran erinnert, dass Adventivbildungen nicht immer leicht von schlafenden Knospen zu unterscheiden sind. Gewisse Ersatzbildungen können sogar geradezu als Uebergangsgebilde zwischen normalen und Adventivknospen bezeichnet werden. Kerner belegt z. B. in seinem Pflanzenleben mit diesem Namen die in der unmittelbaren Nachbarschaft der normalen Knospen an den Bruchstellen abgeworfener Weiden- und Pappeläste auftretenden Sekundärknospen. Erscheinen Adventivknospen massenhaft nebeneinander, so können sie zur Bildung von Maserknollen Anlass geben. Allgemein gilt, dass die Adventivknospen sich nicht oberflächlich bilden, wie die Knospen am Vegetationspunkt, sondern aus mehr im Inneren des Wundgewebes gelegenen Zellgruppen hervorgehen und dann das erstere durchbrechen. Es erklärt sich dies daraus, dass die oberflächlichen Wundgewebszellen bald in Korkbildung einzutreten pflegen, womit sie zu jeder weiteren Lebensäusserung unfähig werden. Auch ist den Adventivknospen die Entstehung im Inneren einer Gewebemasse von Nutzen, da sie, oberflächlich gebildet, des den normalen Knospen gebotenen Schutzes durch die älteren Blätter entbehren müssten. Die an Wurzeln auftretenden Adventivknospen bilden die sogenannte Wurzelbrut, die wir namentlich bei Pappeln in so ausgedehntem Masse entwickelt finden. Alle die jungen Pflänzchen, welche unter einer älteren Pappel in weitem Umkreise aufschiessen, entstammen den flachstreichenden Wurzeln. Auch die Wurzelbrut wird im Inneren der Gewebe angelegt und zwar in den tieferen Schichten der Wurzelrinde und namentlich in dem Teilungsgewebe, von welchem die Bildung des Korkmantels der Wurzeln ausgeht. Bald unregelmässig über die Wurzelfläche zerstreut, zeigen sie in anderen Fällen dieselbe Anordnung wie normale Nebenwurzeln und sind dann wohl auch analoger Entstehung.

Anlass zum Auftreten von Adventivbildungen geben in sehr vielen Fällen Verwundung von Sprossen oder Wurzeln. So kann Befahren eines Schlages mit Fuhrwerk Wurzelausschlag hervorrufen. Aber auch andere

Beeinträchtigungen der oberen Baumteile, Beengung der Krone, kränkelnder Stamm, greisenhafter Wuchs, werden als begünstigende Ursachen der Bildung von Wurzelbrut angegeben. Wie verschieden die Neigung der einzelnen Holzarten ist, Stockausschlag oder Wurzelbrut zu erzeugen, geht aus den beiden folgenden Zusammenstellungen hervor, welche ich dem 1896 erschienen Werke von J. Hamm über den Ausschlagwald (Berlin, Parey), entnehme.

Wurzelbrut bilden:

1. Bei Freistellung und selbst bei zerstreutem Licht der gesunde Vollstamm bei unverletzter Wurzel: Balsampappel, Schwarzdorn, Weissdorn, Schwarzpappel, Graupappel, Silberpappel, Pyramidenpappel, Aspe, Vogelbeere, Pfaffenhütchen, Liguster, Hartriegel, Akazie, Tulpenbaum, Götterbaum.
2. Der kränkelnde oder abgeworfene Baum bei unverletzter Wurzel: Weissulme, Weisserle, Kirschbaum, Traubenkirsche, *Populus canadensis*, Birnbaum, Massholder.
3. Derselbe bei verletzter Wurzel: Korkulme, Rotulme, Bergulme, Rosskastanie, Edelkastanie, Hasel, Platane, Apfelbaum, Linde, Mehlbeere, Elzbeere, Nussbaum, Birke.
4. Sehr wenig Neigung zur Wurzelbrutbildung zeigen selbst abgeworfen und bei verletzter Wurzel: Eiche, Rotbuche, Hainbuche, Esche, Bergahorn, Spitzahorn, Roterle, Baumweiden.

Für die Fähigkeit zur Erzeugung von Stockausschlag bildet Hamm folgende Reihe, in welcher die in Betracht kommenden Hölzer nach Längenwuchs und Stärke der kräftigsten Ausschläge auf normalem Standorte angeordnet sind.

Am Hiebsrande, selbst bei hohem Hiebe, bilden Ausschlag: Alle Pappelarten ausser der Aspe, welche schwache, meist bald wieder absterbende Ausschläge liefert, die Weiden, besonders die Baumweiden, die Akazie, die Ulmenarten, Hainbuche, Linde, Rosskastanie, am schwächsten die Rotbuche, die nur etwa bis zum 30. Jahre und auf günstigen Standorten leidlich vom Stock ausschlägt, unter Umständen aber doch viele und kräftige Ausschläge liefern kann. So wird aus der Oberförsterei Neuhäusel bei Ehrenbreitenstein am Rhein von Buchenstöcken mit ca. 80 starken Ausschlägen erzählt.

Am Wurzelhalse, noch bei einer Stummelhöhe von 1 dm, schlagen aus: Roterle, die nach Borggreve (Holzzucht 1885, p. 63) „fast ewige Ausschlagsfähigkeit, jedoch nur oberhalb des Wasserspiegels“ besitzt, Esche, die Ahornarten, Edelkastanie, Weisserle, Traubenkirsche, Kirschbaum, Birke (auf dem Wurzelanlaufe), Eiche, Hasel, Pfaffenhütchen, Birnbaum, Apfelbaum, Mehlbeere und andere.

Der Ausschlagsfähigkeit am Stock entspricht im allgemeinen auch die an den oberen Stammteilen, worauf der „Kopfholzbetrieb“ bei Linden und Weiden beruht.

Die Bedeutung der Adventivbildungen für das Baumleben ist nach dem Vorausgegangenen von selbst klar. Sie dienen zum Ersatz verloren gegangener Organe, aber auch zur Erneuerung des ganzen Individuums und selbst zur Vermehrung. Vor den Keimlingen haben sie die ausgiebige Versorgung mit Nährstoffen und Wasser vom Mutterstock und dessen Wurzelsystem her voraus, so dass sie gleich anfangs, wie schon früher bemerkt, einen besonders kräftigen und raschen Wuchs zeigen. Bei der Balsampappel, Birke, Hasel, Ahorn u. a. ist an Ausschlägen ein Längenwuchs von 1,50 Meter im ersten Jahre beobachtet. Eiche, Hainbuche und Pirus-Arten liefern einen Zuwachs von 0,60 Meter und mehr, die Rotbuche über 0,40 Meter.

Uebersicht einiger Holzpflanzen nach Stellung und äusserem Ansehen ihrer Knospen.

Tabelle zu S. 52.

- **Knospen verborgen**
  - Gegenständig: *Philadelphus*
  - spiralig: *Robinia*
- **Knospen nicht verborgen.**
  - Knospen gestielt
    - 2 Schuppen sichtbar: *Alnus*, *Viburnum Opulus* (gegenständig)
    - Mehr Schuppen sichtbar: *Ribes*
  - Knospen nicht gestielt
    - offen: *Viburnum lantana*, *Rhamnus Frangula*, *Cotoneaster*, *Sambucus nigra*
    - geschlossen
      - 1 Schuppe sichtbar: *Salix*, *Plantanus* (Dütenschuppe)
      - 2 Schuppen sichtbar: *Tilia*, *Fraxinus*
    - Mehr als zwei Schuppen sichtbar
      - Knospen wechselständig
        - Knospen abwechselnd zweizeilig,
          - spitz
            - Schuppen 2 zeilig: *Ulmus*
            - Schuppen mehrzeilig: *Fagus*, *Carpinus*
          - rundlich: *Corylus*, *Castanea*
        - Knospen spiralig angeordnet. Zweige
          - ohne Dornen oder Stacheln
            - Schuppen grün oder braun gerändert: *Daphne*, *Sorbus torminalis* u. *aria*
            - schwarz: *Sorbus aucuparia*, *Iuglans* (Endknospe graufilzig, Mark gefärbt)
            - lakirt. braun, *Populus*; nicht lakiert: *Prunus*, *Quercus*, *Pirus*, *Betula* (Knospen etwas harzig, Zweige auffallend schlank)
          - mit Dornen oder Stacheln
            - Blattdornen: *Berberis*, *Ribes grossularia*, *Caragana*, *Robinia*
            - Zweigdornen: *Hippophae* (broncefarbige Schuppen), *Crataegus*, *Prunus spinosa*, *Pirus communis*, ,, *malus*, *Rhamnus cathartica*
            - Stacheln: *Rosa*, *Rubus*
      - Knospen gegenständig.: *Clematis*, *Lonicera*, *Fraxinus*, *Aesculus*, *Acer*, *Sambucus racemosa*, *Syringa*, *Evonymus*, *Ligustrum*, *Rhamnus cathartica*, *Cornus*

Später, wenn die Reserven des Mutterstocks verbraucht sind und sich Gleichgewicht zwischen dem Zukömmling und den verbleibenden Wurzeln ausgebildet hat, lässt der auffallende Längenwuchs der Ausschläge nach.

7. Tabelle zum Bestimmen der Knospen.

Zu weiterer Illustration der in den vorstehenden Kapiteln behandelten Verhältnisse füge ich eine Tabelle über die Stellung und Beschuppung einiger Knospen bei, welche zur Bestimmung unserer häufigsten Holzpflanzen im Winterzustand benutzt werden kann.

(Siehe Tabelle auf Seite 51.)

Kapitel IV.

Eigenschaften und Lebensthätigkeit der Bildungsgewebe des Baumes.

1. Der Bau der Zellen.

Der äussere Anblick des Baumes lehrte uns als Glieder desselben die Jahrestriebe kennen. Wir sahen, wie sie, zugleich selbständig und dem Gesamtinteresse des Pflanzenkörpers untergeordnet, den wunderbaren Bau errichten. Ganz ähnlich zeigt uns die Untersuchung der inneren Struktur des Baumes Elementarorgane, welche selbständig und doch gebunden an seiner Entwickelung arbeiten. Es sind dies die Zellen, einfache und doch so unendlich komplizierte Gebilde, auf welche seit ihrer näheren Untersuchung durch Schleiden, Nägeli und Mohl um die Mitte dieses Jahrhunderts, sich das Interesse aller derer, welche die Lebensvorgänge der Tiere und Pflanzen studieren, in immer steigendem Masse konzentriert hat.

Wir definieren uns die Zelle als ein lebendiges Wesen, das mit Hilfe bestimmter Organe für seine Selbsterhaltung und Entwickelung, wie für die des Gesamtorganismus, welchem es angehört, Sorge trägt. Denken wir uns Eiweiss mit wechselnden Mengen mikroskopisch kleiner Körnchen oder Tröpfchen erfüllt, so haben wir etwa ein Bild von der physikalischen Beschaffenheit des Leibes der Zellen; er stellt eine zähflüssige, je nach seinem Gehalt an Körnchen oder Tröpfchen mehr oder weniger durchsichtige Masse dar, die nach den Untersuchungen des Botanikers Berthold und des Zoologen Bütschli den Bau eines mikroskopischen Schaumes besitzt, wie man ihn aus Emulsionsgemischen, z. B. aus einer Verreibung von Oel mit Pottasche oder Rohrzucker und Wasser, gewinnen kann, während ihr nach anderen ein eigenartiger, komplizierterer Aufbau zukommt. Ueber die chemische Natur dieser Masse [1]) lässt sich nur aussagen, dass sie in totem Zustande

[1]) Specielleres: Max Verworn, Allgemeine Physiologie. Jena. G. Fischer 1895.

immer die Reaktionen eiweissartiger und verwandter Stoffe gibt, ausserdem aber auch Kohlehydrate und Fette enthalten kann. Die ersteren fehlen nirgends wo Leben gewaltet hat; sie stehen mit diesem in einem notwendigen Zusammenhang, dessen Einzelheiten uns noch ganz unbekannt sind. Von anorganischen Stoffen finden sich in dem Zellleib allgemein Wasser, welches durchschnittlich über 50 % der organischen Substanz ausmacht, ferner in diesem Wasser gelöst und möglicherweise noch in Verbindung mit organischen Körpern, Chlorverbindungen, kohlensaure, phosphorsaure und schwefelsaure Salze der Metalle der Alkalien und alkalischen Erden. Mit den genannten Körpern ist der chemische Bestand der Zellen bei weitem nicht erschöpft. Sie bieten nur ein allgemeines Bild der Zusammensetzung der Masse, in welcher wir den Träger alles tierischen und pflanzlichen Lebens zu sehen haben. In den Einzelfällen reiht sich ihnen eine grosse Menge anderer Stoffe an, von denen einige später noch Erwähnung finden werden. Die Lebensthätigkeit des pflanzlichen Zelleibes ist, wenn wir von Ausnahmen, die unter den niederen Pflanzen vorhanden sind, absehen, an die Gegenwart von Sauerstoff zur Atmung, eine gewisse Wärme und ausreichende Zufuhr von Wasser und Nährstoffen geknüpft. Wie der ganze Pflanzenkörper in Organe mit verschiedenen Leistungen sich ausgliedert, so hat auch der Leib der einzelnen Zelle seine Organe: durch besondere Leistungen und besondere Beschaffenheit sich auszeichnende Teile der halbflüssigen Gesamtsubstanz. Unter diesen Begriff fällt zuerst die Grenzschicht des Zellleibes gegen wassererfüllte Hohlräume in seinem eigenen Inneren (Vakuolen, Zellsaftraum) und gegen seine Umgebung, mag diese nun Wasser sein, wie bei den Zellen der niedersten Organismen oder die von Wasser durchtränkte feste Wand der Zellen höherer Pflanzen (Fig. 39). Ohne gerade den Charakter fester Hüllen zu tragen, zeichnen diese Grenzschichten sich dadurch aus, dass sie manchen gelösten Stoffen den Eintritt in den Zellleib unmöglich machen und dem letzteren somit helfen, unter verschiedenen, sich ihm darbietenden Substanzen eine Auswahl zu treffen. Es ist diese Beschränkung des Stoffaustausches zwischen Zellleib und Umgebung eine der wichtigsten Vorbedingungen aller Lebensvorgänge und, da sie mit dem Tode des Zellleibes verloren geht, oft das einzige Mittel, zu erkennen, ob eine Zelle lebendig ist oder nicht. Um sich diese wichtigen Verhältnisse an einem trivialen Beispiele klar zu machen, zerschneide man eine rote Rübe und lege die Stücke nach einigem Abwaschen in frisches Wasser. Der rote, in den Safträumen der nicht durch die Schnitte verletzten Zellen enthaltene Farbstoff vermag nicht den Zellleib zu passieren und in das Wasser auszutreten. Dasselbe

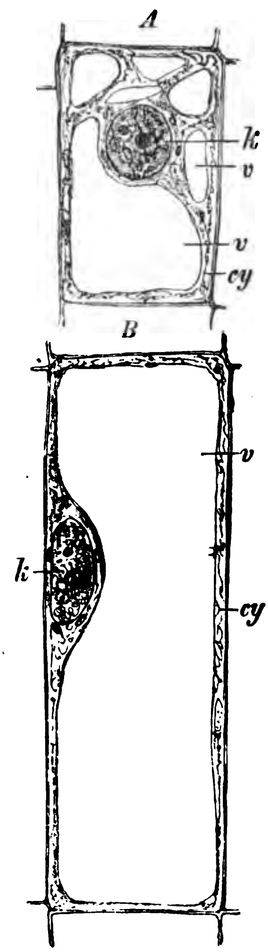


Fig. 39. Zwei Zellen mit Cellulosewänden und verschiedener Anordnung des Protoplasmaleibes. In *A* mehrere durch Protoplasma von einander getrennte Vakuolen. In *B* ein einziger grosser Saftraum, welchen das Protoplasma wie ein Sack umschliesst. *k* Zellkern. *cy* Cytoplasma. *v* Vakuolen bezw. Saftraum. ca. 500 fach vergrössert. B. L.

färbt sich nicht rot. Tötet man aber die Rübenstücke durch Erhitzen, so teilt der Farbstoff sich sofort dem Wasser mit. Die toten Zellleiber setzen seinem Durchtritte keinen Widerstand entgegen. Bringt man umgekehrt farblose Zellen in Wasser, in welchem gewisse unschädliche Farbstoffe aufgelöst sind, so dringen diese nicht in den Leib der ersteren ein, so lange er lebendig und seine Grenzschicht unversehrt ist. Ein weiteres nie fehlendes Organ der Zelle ist der Zellkern, ein meist linsenförmiger Körper, dessen merkwürdige Teilungsvorgänge die Aufmerksamkeit und Arbeitskraft vieler Forscher in Anspruch genommen haben. Bezüglich seiner Leistung für die Pflanze wissen wir nur, dass er bei dem Sexualprozess, als Träger erblicher Eigenschaften der zur Erzeugung von Nachkommenschaft sich vereinigenden Individuen, eine besonders wichtige Rolle spielt, und dass der Zellleib ohne ihn sich nicht mit einer festen Wand zu umgeben vermag.[1]) Von anderen Organen des Zellleibes seien hier nur noch die Plastiden erwähnt, bei den höheren Pflanzen ebenfalls linsenförmige oder kugelige Gebilde, welche im Gegensatz zum Zellkern zu mehreren in je einer Zelle vorhanden zu sein pflegen. An solche Plastiden ist der grüne Chlorophyllfarbstoff gebunden, der die Blätter unserer Bäume färbt; andere sind die Träger gelber und gelbroter Farbstoffe in Blüten und Früchten und noch andere endlich sind farblos. Viele farblose Plastiden vermögen übrigens am Lichte zu ergrünen und grüne können weiterhin gelb werden, Farbwandelungen, welche vom Grünwerden eben an das Licht kommender, anfänglich blassgefärbter Keimlinge und dem Zurücktreten des anfänglichen Grüns der Blätter gelber Blumen und unreifer Früchte gegen das bleibende Gelb jedermann bekannt sind. Die bekannteste Leistung der grünen und vieler farbloser Plastiden für die Pflanze ist die Erzeugung von Stärke. In den grünen Plastiden findet die Bildung dieses wichtigen Baustoffes in allen dem Lichte ausgesetzten Baumteilen, namentlich also in den Blättern statt, während farblose Plastiden die Werkstätten der Stärkeerzeugung in den nicht hell beleuchteten Partieen, den Wurzeln, dem Mark und Holz der Zweige und Stämme und in den Samen sind. Der wichtigste Vorzug der grünen Plastiden vor den farblosen ist der, dass sie zur Stärkebildung neben ausreichender Beleuchtung nur der Zufuhr von Kohlensäure bedürfen. Sie werden hierdurch zu einer Quelle organischer Substanz in den Pflanzen. Die farblosen Plastiden können nur bereits vorhandene organische Verbindungen in Stärke umwandeln und spielen daher bei den Stoffwanderungen im Baume und bei der Anfüllung seiner Reservestoffbehälter eine Rolle.

Der gesammte Zellleib mit seinen Organen [2]) führt sowohl in der Botanik wie in der Zoologie den Namen Protoplasma oder Protoplast, griechische Worte, welche man sowohl mit Urgebilde wie mit Urbildner übersetzt hat. Sie sollen ausdrücken, dass der beschriebene Zellleib den Anfang eines jeden pflanzlichen und tierischen Organismus darstellt und dass von ihm alle Lebenstätigkeit ausgeht.

Eine sehr verbreitete Aeusserung der bildenden Tätigkeit des pflanzlichen Protoplasten ist die Hervorbringung einer festen Hülle um den flüssigen Zellleib. Nur niedere, an das Leben im Wasser oder doch an sehr feuchten

---

[1]) Pfeffer, „Ueber den Einfluss des Zellkerns auf die Bildung der Zellhaut. Berichte der mathem. phys. Klasse der Kgl. Sächs. Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Sitzung vom 7. Dezember 1896.

[2]) Manche bezeichnen den nach Abzug von Zellkern und Plastiden übrig bleibenden Teil des Zellleibes als Protoplasma. Das entspricht nicht der Bedeutung dieses Wortes. Besser ist, ihn mit Strasburger, wenn er einen besonderen Namen haben soll, Cytoplasma zu nennen.

Orten gebundene, weder durch Eigengewicht noch durch sonstigen mechanischen Druck oder Zug sehr in Anspruch genommene pflanzliche Gebilde können eine solche entbehren. In dem Gebiete des Pflanzenreichs, welches uns beschäftigt, kommen mit alleiniger Ausnahme der männlichen Sexualzellen nur behüllte Zellen vor. Bei jugendlichen Zellen ist diese Hülle oder Wand eine sehr dünne (kaum 1 Tausenstel Millimeter starke) elastisch dehnbare, aber doch ziemlich spröde Haut, welche Wasser und wässerigen Lösungen aller Art sehr leicht den Durchtritt gestattet und ihrer chemischen Natur nach, die nicht überall genau dieselbe ist, zu der Gruppe der „Cellulosen“, stickstofffreier mit Stärke und den Zuckerarten verwandter Substanzen [1]), gehört. Später werden die Zellhüllen stärker und erfahren mannigfache stoffliche Veränderungen, die namentlich ihre Festigkeit und ihr Verhalten zum Wasser beeinflussen. Dabei geht der Protoplast häufig zu Grunde, so dass ein grosser Teil der Pflanze, zumal der Holzpflanze, schliesslich nur aus toten Zellhüllen besteht.

2. Entstehung der Zellen. Vegetationspunkt.

Die Zellen und ihre Organe entstehen ausnahmslos durch Teilung von schon vorhandenen Zellen und deren Organen. Nirgends im ganzen Pflanzen- und Tierreiche ist die Neubildung einer Zelle aus ungeformten organischen oder unorganischen „Säften“ beobachtet worden. Zellteilungen geschehen bei den Bäumen überall, wo sie einen Zuwachs erfahren, also an den Spitzen aller Sprosse und Wurzeln und in der Region zwischen Rinde und Holz, von welcher ihr Dickenwachstum ausgeht. Ferner ist die Bildung des Korks, der Borke und des Wundgewebes, des sogenannten Callus, mit Zellteilungen verbunden.

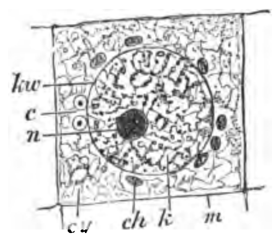


Fig. 40. Neugebildete Zelle am Vegetationspunkt einer phanerogamen Pflanze. *k* der verhältnismässig sehr grosse Zellkern mit dem Kernkörperchen *n* und der Kernwand *kw*. *cy* Cytoplasma. *ch* Plastiden. *m* Zellwand. *c* im Text nicht erwähnte, im Tier- und Pflanzenreich verbreitete Organe der Zelle, welche bei der Kernteilung eine Rolle spielen. Man hat sie Centrosphären genannt.

Das Bildungsgewebe einer Spross- oder Wurzelspitze führt die Bezeichnung Vegetationspunkt (s. Fig. 27 auf Seite 45). Es ist aus lauter sehr kleinen Zellen zusammengesetzt, deren Protoplasten keine Safträume, aber je einen im Verhältnis zu ihrer übrigen Substanz sehr grofsen Zellkern enthalten (s. Fig. 40). Da die Zellkerne durch ihren Gehalt an Nukleinen, Verbindungen von Eiweisskörpern mit Phosphorsäure und organischen Basen, ausgezeichnet sind, so liegt hierin ein Unterschied in der chemischen Beschaffenheit jener Bildungsgewebe gegenüber anderen Pflanzenteilen. Die Vermehrung des Protoplasmas an den Vegetationspunkten geschieht in vielen einzelnen Zellen gleichzeitig, indem sie sich etwas vergröfsern und dann unter Bildung je einer Scheidewand aus Cellulose in zwei annähernd gleich

[1]) Näheres: E. Schultze, Chemie der pflanzlichen Zellmembranen. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. XVI., 1892 p. 387.) Gilson (la cellule. T. IX p. 397. Referat im Botan. Centralblatt 1893 IV, 148) erhielt Cellulose in sphaerokristallinischen und dendritischen Aggregaten. Mangin (Journal de botanique. 1892. Referat Botan. Centralblatt 1893. IV, 172) findet in fast allen nicht verholzten oder verkorkten Pflanzenmembranen auch Pectinstoffe, in der Mittellamelle Kalciumpektat. Hoffmeister, W. (Landwirtschaftliche Versuchsstationen Bd. XXXIX, 461) und Tollens, B. (ib. 401. Referate Beihefte z. botan. Centralblatt 1892.)

grofse Zellen zerfallen, die wieder zur Gröfse ihrer Mutterzellen heranwachsen und dann ihrerseits ebensolche Zweiteilungen erfahren. Die Art und Weise dieser Zellteilungen läfst besser als irgend eine andere Phase des Pflanzenlebens das merkwürdige Doppelwesen der Zellen erkennen. In der Bereitung des Protoplasma und in ihren sonstigen chemischen Leistungen ist jede Zelle ziemlich selbständig, vorausgesetzt, dass ihr die nötigen Nähr- und Baustoffe geliefert werden; ihr Wachstum und ihre Teilungen aber stehen ganz unter dem Einfluss der Gesamtheit des Bildungsgewebes. Der ganze Vegetationspunkt wächst und formt sich wie eine zusammenhängende Protoplasmamasse, innerhalb deren die Zellwände nur untergeordnete Erscheinungen sind. Kennt man die allgemeine Form eines Vegetationspunktes, so lässt sich das aus den Wänden seiner Zellen gebildete Fachwerk an der Hand weniger Regeln mathematisch leicht hineinkonstruieren [1]). Ein solches geregeltes Zusammenwirken der Zellen wird hier, wie in anderen Fällen, dadurch ermöglicht, dass die einzelnen Protoplasten durch die Zellwände nicht völlig voneinander getrennt sind. Aeusserst feine Protoplasmafädchen ziehen sich durch besondere, dünn bleibende Stellen jener Membranen hindurch und stellen so lebendige Verbindungen von Protoplast zu Protoplast her, welche, ähnlich wie unsere Nerven, Reize und vielleicht auch Stoffe übertragen können. Da die Präparation dieser Fädchen sehr schwierig ist und mancherlei Täuschungen zuläfst, sind wir über ihre Verbreitung noch ziemlich unzureichend unterrichtet. [2])

Die mit der Protoplasmavermehrung verknüpfte Vergrösserung der Zellen am Vegetationspunkte ist nur gering. Bald aber treten dieselben in ein zweites Lebensstadium, das der Streckung, ein. Etwas unterhalb des eigentlichen Vegetationspunktes werden die Zellteilungen seltener, es tauchen Safträume in den Protoplasten auf und die ganze Zelle vergrössert sich rasch um ein Vielfaches ihres ursprünglichen Umfanges, wobei ihr Protoplast sich zu einer dünnen Haut dehnt, welche durch den Druck seiner Säfte der Zellwand eng angepresst wird (Fig 39 auf p. 53). In der beschriebenen Substanzzunahme und der Streckung der einzelnen Zellen der Bildungsgewebe besteht das Wachstum der Pflanzen. Die einzelne Zelle wächst nur, wenn sie sich, wie eine unter Druck mit Wasser gefüllte Tierblase, im Zustande der Straffheit (Turgescenz) befindet. Daraus erklärt sich der grosse Einfluss, welchen Trockenheit oder Feuchtigkeit der Luft und des Bodens auf das Wachstum der Bäume ausübt. Ebenso beruht die Hemmung des Triebwachstums durch niedrige, seine Begünstigung durch hohe Temperaturen auf der gleichen Beeinflussung jeder einzelnen Zelle.

Die definitive Gestalt und Grösse der Zellen ist im einzelnen sehr mannigfaltig. Für unsere Zwecke genügt es, zweierlei zu unterscheiden: die rundliche, cylindrische oder vieleckige p a r e n c h y m a t i s c h e Zellform, die gewöhnliche Form der lebendigen pflanzlichen Gewebe (Parenchym) und die langgestreckte, an beiden Enden zugespitzte prosenchymatische Zellform. Die erstere ist in den Vegetationspunkten, der Rinde von Sprossen und Wurzeln, den Blättern und dem Mark verbreitet, während die zweite namentlich bei den Bast- und Holz-Fasern sich findet. Bezüglich der Zellgrösse sei hier nur bemerkt, dass sie bei Parenchymzellen ungefähr zwischen 0,02 bis 0,2 Millimeter im Durchmesser schwankt. Die Querschnittsgrösse der

---

[1]) Nach Douliot, H. (Annales d. sc. nat. Bot. sér. VII. T. XI, 1890. p. 283) und Dingler (Berichte d. Deutschen Bot. Ges. IV. 1896) kommt bei den Gymnospermen Wachstum mit einer Scheitelzelle vor.

[2]) Kienitz-Gerloff (Bot. Ztg. 1891). Arthur Meyer (Ber. d. deutschen Bot. Ges. 1896. 154 und 280).

Parenchymzellen einer bei Eberswalde gewachsenen Kiefer fand H. Mayr (Harz der Nadelhölzer, Sep. a. d. Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1893) zu 0,000 4805 Quadratmillimeter, bei einer Fichtelgebirgstanne 0,000 2159, einer ebendaher stammenden Fichte 0,000 1878 Quadratmillimeter.

3. Die Oberhaut.

Gleichzeitig mit der Zellstreckung etwa beginnt die bisher ziemlich gleichartige Zellmasse sich in die verschiedenen Gewebearten zu sondern, welche wir in den älteren Sprossteilen vorfinden. Am frühesten, schon dicht unter dem Vegetationspunkt, tritt unter ihnen die Epidermis oder Oberhaut hervor, welche als eine einzige Lage plattenförmiger Zellen den ganzen jungen Spross samt allen seinen Anhangsorganen überzieht. Die Aussenwände der Oberhautzellen zeichnen sich sehr früh schon durch eine chemische Eigentümlichkeit aus. Sie sind oberflächlich in eine für Wasser und Wasserdampf nur sehr schwer durchlässige Substanz umgewandelt, welche somit die äusserste Bedeckung der Pflanze bildet. Diese Substanz hat den Namen Suberin erhalten und ist dieselbe, welche dem Kork die entsprechenden Eigenschaften erteilt. Chemisch besteht das Suberin nach van Wisselingh [1]) aus einem Gemenge verschiedenartiger Fettstoffe mit anderen zusammengesetzten Aethern und noch nicht näher bekannten Körpern. An den jungen Trieben des eschenblättrigen Ahorns (*Acer Negundo* L.) und der Schimmelweiden (*Salix daphnoides* Villars) ist die die Verdunstung hemmende Wirkung des Suberinüberzugs (oder der „Cuticula") noch gesteigert durch Wachsauflagerungen, welche den bläulichen, leicht abwischbaren Reif der genannten Zweige bilden.

Die Epidermis ist die Erzeugerin der Haarbildungen, welche Sprosse und Blätter so vieler Bäume in der Jugend aufweisen, von den bronzefarbigen und silberglänzenden Schuppen des Sanddorns (*Hippophae rhamnoides*) und der Oelweide bis zu den ästigen Quirlhaaren der jungen Platanensprosse, welche zur Zeit ihres Abfalls im Frühjahre den Schleimhäuten der Atmungsorgane und der Augen lästig fallen, und dem braunen Filz, der die diesjährigen Sprosse der Zirbelkiefer von denen der Weymouthskiefer unterscheiden lässt. Dass die Ueberzüge aus Harz und klebrigen Stoffen, welche wir an Knospen kennen gelernt haben, an Haaren oder Epidermiszellen selbst gebildet werden, wurde schon früher (Kap. III) hervorgehoben. Speziell die harzigen Ausscheidungen jugendlicher Langtriebe — namentlich am Stockausschlag — der gewöhnlichen Birke, welche ihr den Namen verrucosa verschafft haben, entstehen im Inneren der Zellwände schildförmiger Drüsenhaare und weiterhin auch nicht haartragender Epidermiszellen. Auch in anderen Fällen häuft sich das Sekret der Haare in den Zellwänden unter der Suberinschicht an, so dass diese sich blasig abhebt und schliesslich gesprengt wird.

Da auch die im Inneren der Pflanze gelegenen Zellen des Zutritts der Luft zur Atmung und der Kohlensäure zur Ernährung bedürfen, finden sich zwischen den Epidermiszellen Spalten, welche den entsprechenden Gasaustausch vermitteln. Sie und verwandte Gebilde werden in dem Kapitel über die Laubblätter ausführliche Besprechung finden.

---

[1]) Archives néerlandaises t. XXVI, 1893. Referat Bot. Centralblatt 1893 III 109.

4. Grundgewebe und Gefässbündelring.

Die von der Epidermis umschlossenen Zellen eines jungen Sprosses wachsen in der Mehrzahl zu rundlichen oder rundlich vieleckigen Körpern heran, deren Gesamtheit man als sein Grundgewebe zu bezeichnen pflegt. Die in der Mittelachse des Sprosses gelegenen Zellen erreichen den grössten Umfang und werden zum Mark, während die der Sprossoberfläche benachbarten sich zu den etwas kleineren Elementen der grünen Rinde entwickeln. Die Zellen des Markes erleiden später sehr verschiedene Schicksale. Ein Teil derselben entleert sich und trocknet aus, so dass er schliesslich Luft enthält; andere dagegen speichern Gerbstoff und Stärke in sich auf und können, wie Gris [1]) bei der Birke, Eiche und Esche fand, bis ins zwanzigste Jahr lebendig bleiben. Ferner sind Kristalle von oxalsaurem Kalk in den Elementen des Markes häufige Erscheinungen und nur selten findet man sie, wie bei dem schwarzen Holunder (*Sambucus nigra*), gänzlich leer. Zwischen Mark und Rinde beginnt an getrennten Punkten, die bei unseren einheimischen Holzgewächsen, wie bei allen Dikotyledonen, kreisförmig angeordnet sind, die Anlage der Leitungsbahnen für Wasser und einen Teil der Nahrung, sowie der ersten Elemente des später so hochentwickelten festen Skelettes. Die charakteristischsten Bestandteile der Leitungsbahnen sind die Gefässe und die Siebröhren. Beide erscheinen als langgestreckte Gebilde, welche gewöhnlich in der Weise nebeneinander herlaufen, dass die Siebröhren nach der Rinde, die Gefässe nach dem Mark zu gelegen sind. So durchziehen sie, von charakteristischem Parenchym und Prosenchym begleitet, der Länge nach in vielen sich verzweigenden und untereinander in Verbindung tretenden Bündeln (Cribro-vasalbündel, Leitbündel oder kurz Gefässbündel) die jüngsten Teile des Jahrestriebs, auch in die Blätter hinein sich fortsetzend und dort die Nerven bildend. Alle Bündel eines jungen Sprosses zusammen machen seinen Gefässbündelring aus. Durch dessen Auftreten erst wird das Grundgewebe deutlich in Mark und Rinde geschieden. Die zwischen den einzelnen Gefässbündeln liegenden Teile des Grundgewebes erhalten den Namen Markrindenstrahlen oder primäre Markstrahlen. Sie sind oft so schmal und die Zahl jener Bündel ist oft so gross, dass deren Ring bei oberflächlicher Betrachtung fast gar keine Unterbrechungen erkennen lässt.

5. Wesen des Cambiums.

Mit der Bildung des Gefässbündelringes nimmt das Wachstum des jungen Sprosses allmählich eine andere Gestalt an. Bisher hat er sich vergrössert durch allgemeine Ausdehnung der Zellen, die am Vegetationspunkt fortwährend neu erzeugt werden. Von nun an aber ist zwischen Längenwachstum und Dickenwachstum zu unterscheiden. Das erstere bleibt auf die Spitze des Sprosses beschränkt und hört in jeder neugebildeten Etage auf, sobald daselbst einige Gefässe ihre volle Ausbildung erreicht haben; denn diese sind dann tot und keiner Verlängerung mehr fähig. Anders das Dickenwachstum. Es findet in der ganzen Länge des Sprosses statt und vermag viele Jahrzehnte lang anzudauern. Seinen Ursprung nimmt es in

---

[1]) Vgl. de Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. p. 419.

einem cylindrischen Gewebemantel, welcher inmitten des Gefässbündelringes, zwischen den Siebröhren einer- und den Gefässen andrerseits, die Markstrahlen überbrückend in Thätigkeit tritt. Die Zellen einer hier gelegenen Gewebsschicht beginnen sich durch Wände zu teilen, welche der Oberfläche des Sprosses parallel laufen, und die Fähigkeit zu solchen Teilungen bleibt ihnen meistens erhalten, so lange der Spross überhaupt am Leben ist. Der Gewebemantel führt den etwas rätselhaften Namen Cambium, wird aber auch Verdickungsring genannt. An der Basis der Knospen der Buchen, Hainbuchen, Eichen, Rosskastanien und vielleicht noch anderer Holzpflanzen ist er schon im Jahre der Knospenbildung thätig, so dass die Gefässe und deren Begleitelemente hier von Anfang an durch ein Cambium gebildet zu werden scheinen.[1]) Die Gefässe und die sie begleitenden parenchymatischen und prosenchymatischen lebenden oder toten Elemente sollen künftig als Holz bezeichnet werden. Dass ganze Sprossinnere ist also von der Bildung des Kambiummantels an von innen nach aussen gegliedert in Mark, Holz, Cambium und Rinde, in welch letzterer wir als primäre Innenrinde die Siebröhren mit dem zwischenliegenden Parenchym und dem sie etwa begleitenden Prosenchym von der primären Aussenrinde, die alles umfasst, was ausserhalb jener Zone liegt, unterscheiden (s. Fig. 41).

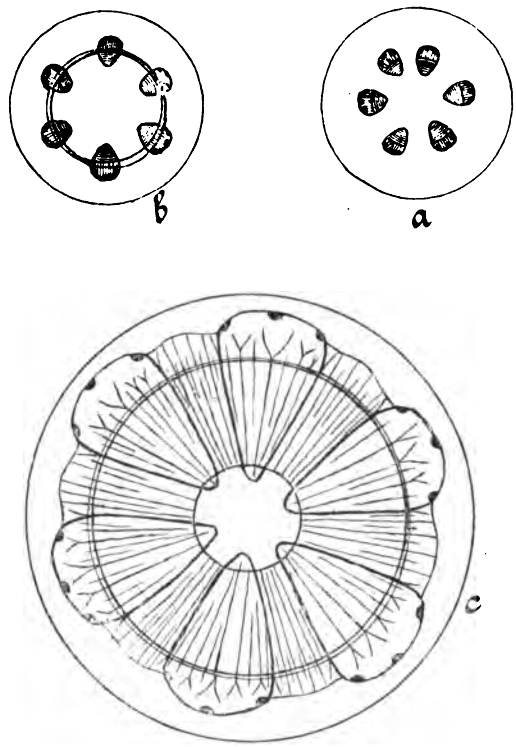


Fig 41. Schematische Darstellung der Entwickelung und Thätigkeit des Cambiums an Querschnitten.
a Ursprünglicher Aufbau eines jungen Sprosses. Sechs in einem Kreise angeordnete Gefässbündel teilen das Parenchym in Mark und Rinde. Die Zwischenräume zwischen den Bündeln sind die primären Markstrahlen.
b Der Cambiumring hat sich gebildet. Er trennt die tangential schraffierten Holzteile der Gefässbündel von den radial schraffierten Siebteilen und überbrückt die Markstrahlen.
c Durch die Thätigkeit des Cambiums hat der Spross etwa die doppelte Dicke erreicht. Im Centrum sieht man das Mark und die sechs ursprünglichen Holzteile (Markkrone). Von da nach aussen bis zu dem jetzt thätigen Cambiumring von dem Cambium erzeugtes Holz (sekundärer Holzkörper). Dann vom Cambium erzeugte Siebteilpartie (sekundäre Rinde). Ganz aussen die stark erweiterte primäre Rinde. Die schwarz gezeichneten Bastbündel der primären Siebteile sind stark auseinander gerückt. In der Richtung der Radien primäre und sekundäre Markstrahlen, die sich in der Rinde z. Th. erweitern: Y. Nach Sachs.

Die Gestalt der Zellen des Cambiummantels ist im allgemeinen die rechteckiger Prismen mit keilförmig zugeschärftem oberem und unterem Ende, die Schärfe in der Richtung vom Mark zur Rinde verlaufend. Ihre Längserstreckung

[1]) Jost, Ueber Dickenwachstum und Jahresringbildung. Botan. Zeitung 1891.

läuft parallel der Längsachse der Sprosse. Ihre Grösse nimmt bei manchen Pflanzen während einer Reihe von Jahren mit dem Alter zu, um dann stehen zu bleiben; bei anderen ist sie von Anfang bis zum Ende des Dickenwachstums immer dieselbe.

Der Inhalt der Cambiumzellen ist dichtes Protoplasma mit spindelförmigem Zellkern. Bei der Weinrebe führen sie auch Chlorophyll und im Winter kleine Stärkekörner. Die Zellwände bieten im Herbst und Winter, während Wachstum und Zellteilung ruhen, ein anderes Aussehen als inmitten der Vegetationszeit. Soweit sie in der Richtung vom Mark zur Rinde verlaufen, sind sie in der erstgenannten Periode bis auf kleine rundliche Stellen, sogenannte Tüpfel, stärker als die übrigen Wandpartieen, bis sie beim Beginn des Dickenwachstums des Baumes durch Dehnung [1]) ebenso zart werden, wie diese.

Die Neubildung von Zellen beim Dickenwachstum der Holzpflanzen erfolgt dadurch, dass eine Anzahl von Cambiumzellen in der Richtung der Verbindungslinien zwischen Mark und Rinde sich erweitert und dann durch Längswände, welche der Oberfläche der Sprosse und Stämme parallel laufen, sich teilt. [2]) Dabei entstehen Tochterzellen, von welchen immer die eine nach dem Holz, die andere nach der Rinde hin gelegen ist. Diese können nochmals in derselben Weise zerfallen, so dass aus den Cambiumzellen neue in der Richtung des Baumradius verlaufende Zellreihen entstehen, deren äusserste Glieder sich in Siebröhren oder andere Elemente der Rinde verwandeln, während die innersten zur Bildung von Gefässen oder anderen Teilen des Holzkörpers verwendet werden. Inmitten jeder Reihe gelegene Zellen setzen die Teilungen fort, solange diese Umbildungen an den Enden derselben andauern und nehmen auch nach der Winterruhe ihre Thätigkeit wieder auf. Die Wachstumsintensität der Cambiumzellen ist auf der Holzseite grösser als nach der Rindenseite hin, so dass das Holz jährlich einen stärkeren Zuwachs erfährt, als die Rinde. Die dauernd teilungsfähig bleibenden Zellen aber liegen in einer der Rinde genäherten Cambiumzone. Das Tempo der Zellteilungen wird je nach den äusseren Umständen ein wechselndes sein. Nach Beobachtungen von Raatz erforderten bei der Kiefer 6 Kambiumzellteilungen 42 Tage. Er fand Ende September 105 bis 110 Holz- und 10 bis 11 Rindenelemente gebildet.

6. Der Drehwuchs.

Die hauptsächlichsten Lebensäusserungen der Cambiumzellen bestehen in dem besprochenen Querwachstum und den damit verbundenen Teilungen; es fehlt aber auch nicht gänzlich an einer Vergrösserung der Cambiumzellen in der Richtung der Längsachse der Aeste und Stämme, die selbst mit Querteilungen jener Zellen verbunden sein kann. Freilich kann diese Dehnung der Cambiumzellen nicht auch zu einem Längenwachstum der genannten Baumteile führen, denn ein jedes mehrjährige Zweigstück besteht zum grossen Teil aus toten Elementen, welche einer starken Verlängerung Widerstand leisten würden. Indessen hat sie doch eine mitunter sehr auf-

---

[1]) Krüger, Bot. Zeitung 1892. Wandverdickung der Cambiumzellen.

[2]) Details über die Art und Weise der Zellbildungen im Cambium bei F. Raatz (Stabbildung im Holz der Koniferen. Pringheims Jahrbücher. XXIII, 599. Krabbe, (Anhang zu den Abhandlungen der Berliner Akademie 1884). C. Müller, Ueber die Balken in den Holzelementen der Koniferen.) Ber. d. deutschen Botan. Ges. 1890. (17.)

fallende Folge in dem von Alexander Braun [1]) eingehend untersuchten und neuerdings auch von Robert Hartig [2]) behandelten Drehwuchs der Bäume. Die Erscheinung ist den Praktikern schon lange bekannt, da sie in manchen Fällen die Verwendbarkeit des Holzes beeinflusst. Sie besteht darin, dass die Fasern eines Holzes nicht gerade, d. h. seiner Achse parallel, von oben nach unten verlaufen, sondern in einer schiefen Richtung von wechselnder Steilheit. Solches Holz spaltet schlecht oder schief, weshalb man nach Nördlinger [3]) Föhrenholz, bei welchem der Drehwuchs besonders häufig vorkommt, lieber in Rundtrümmern als in Form von Scheitern aufklaftert. Der Drehwuchs kann äusserlich hervortreten, wenn die Borke Längsrisse zeigt, die dann spiralig um den Stamm herumlaufen (Wachholder, Linde, Lebensbaum, Flieder) oder wenn, wie öfter am Wurzelanlauf, der Stamm dicke Rippen bildet, die dann ebenfalls nicht gerade aufsteigen (Hainbuche, Pyramidenpappel). In anderen Fällen wird der Drehwuchs erst nach Abschälung der Rinde erkannt, oft erst an dem schiefen Verlauf der Spalten und Trockenrisse. Die stärkste Drehung fand Braun beim Granatbaum, wo die Längsrichtung der Fasern mit der Vertikalen einen Winkel von 45° bildete. Auch bei Ebereschen, Rosskastanien, spanischem Flieder (*Syringa*) kommen starke Drehungen vor, während dieselben bei der Pyramidenpappel und Birke sehr schwach zu sein pflegen, mit einem Drehungswinkel von höchstens 3—4°. Uebrigens variiert der Drehungswinkel derselben Art. Die Drehungsrichtung ist meistens vom Standpunkt des Beschauers aus von rechts nach links aufsteigend. Wenn aber auch oft Gattungen der gleichen Familie dieselbe Drehungsrichtung zukommt (die Lebensbäume und ihre Verwandten sind z. B. alle nach rechts, die Abietaceen, wenigstens anfänglich, alle nach links, die Kätzchenblütler, mit Ausnahme der Kastanie, rechts, die Weiden links gedreht), so wechselt dieselbe nicht selten sowohl von Baum zu Baum, als auch in demselben Stamme mit dem Alter. Letzteres ist z. B. bei Kiefer und Fichte der Fall, während die Rechtsdrehung der Rosskastanie und die Linksdrehung der Pyramidenpappel konstant bleiben. Die Verbreitung des Drehwuchses ist so gross, dass Braun von 167 untersuchten Holzarten ihn bei 111 konstatieren konnte. Im Unterschied gegen zufällige, nicht immer leicht von den in Rede stehenden Erscheinungen zu unterscheidende Drehung infolge ungleicher Beanspruchung der verschiedenen Seiten der Baumkrone durch den Wind u. dgl. sind die hier gemeinten Drehungen von äusseren Einwirkungen unabhängig. Sie stehen, wie schon angedeutet, mit dem Auswachsen vom Cambium erzeugter Zellen zu den langen spitzen Holzfasern in Zusammenhang. Während ein derartiges Wachsen einer Cambiumzelle stattfindet, schiebt sie sich mit ihren sich zuspitzenden Enden zwischen die Reihen der oberhalb und unterhalb von ihr gelegenen Zellen hinein, diese zum Ausweichen zwingend. Geschieht nun dieses Ausweichen und Zwischenschieben überall in derselben Richtung, findet z. B. das Vorbeiwachsen je einer unteren Zelle an ihrer oberen Nachbarzelle überall nach rechts, das Ausweichen der letzteren nach links statt, so erhalten alle Fasern eine schiefe Richtung nach einer Seite hin: das Holz zeigt Drehwuchs. Erfolgt dagegen das Zwischenschieben bald nach rechts, bald nach links, so kann keine allgemeine schiefe Faserrichtung hervortreten. Die Richtung des Vorbeischiebens wird durch die Richtung in den Cambiumzellen auftretender schräger Querwände bestimmt.

---

1) Ber. über die Verh. der Berliner Akademie 1854, 432, Bot. Ztg. 1869 und 1870.
2) Forstlich-naturw. Zeitschrift IV. 1895, 313.
3) Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer. 1860. p. 500.

Jenachdem diese von Anfang an nach rechts oder nach links aufwärts gerichtet sind, tritt Rechts- oder Linksdrehung ein. Die von Robert Hartig untersuchten Kiefern drehten in den ersten Jahrzehnten alle mehr oder weniger nach links, weil die im Cambium auftretenden Querwände nach links aufstiegen. Bei den im späteren Alter geradfaserigen Kiefern schwankt die Richtung jener Querwände je nach Baumteil und Jahresring.

7. Dauer der Cambiumthätigkeit.

Die Zeit der Cambiumthätigkeit macht sich dem Praktiker bemerklich als die Periode des Baumlebens, während welcher die Rinde vom Holze sich leicht ablösen lässt. Die zarten Wände der neugebildeten Zellen zerreissen leichter als die dickeren des Wintercambiums. Genauere Bestimmungen der zeitlichen Grenzen jener Thätigkeit lassen sich durch derartige Beobachtungen natürlich nicht gewinnen; solche sind aber durch die Bemühungen Theodor und Robert Hartig's und anderer, des französischen Forschers Emil Mer und neuerdings von H. Reuss uns bekannt geworden.[1]) Der jährliche Anfang des Dickenzuwachses richtet sich, wie der Knospenaufbruch, nach den allgemeinen Lebensverhältnissen, besonders der Temperatur, aber auch nach der eigentümlichen Natur der einzelnen Baumarten und Individuen.

Ein direkter Zusammenhang zwischen der Blattentwickelung und Beginn und Ende der Cambiumthätigkeit ist nicht nachgewiesen. Oft setzt die letztere vor der Knospenentfaltung ein und auch ihr Ende fällt nicht mit dem Aufhören der Blattentwickelung zusammen. Bei Eiche und Buche z. B., welche die Bildung neuer Blätter sehr früh einstellen, dauert das Dickenwachstum länger als das Blattwachstum und andrerseits kann bei Bäumen mit lang dauernder Blattentwickelung an der Basis eines Zweiges die Holzbildung schon abgeschlossen sein, während an der Spitze noch Blätter entfaltet werden. Auch die von Jost hervorgehobene Thatsache, dass mit der Bildung des Johannistriebs der Eichen eine Förderung des Dickenwachstums Hand in Hand geht, beweist noch nicht eine ursächliche Beziehung zwischen beiden Erscheinungen.

Im allgemeinen beginnt die Cambiumthätigkeit in Mitteldeutschland in der zweiten April- und der ersten Maihälfte. Welche Unterschiede aber vorkommen geht z. B. daraus hervor, dass Robert Hartig am Fusse eines Nordabhanges eine Fichte am 26. Mai noch ohne Zuwachs traf, während etwa 100 Schritte weiter auf sonnigem Boden stehende Bäume derselben Art bereits ein Viertel des ganzen Jahresringes vollendet hatten. Bei 50 jährigem Rotbuchenstangenholz hatte, wie Hartig meint, wohl infolge dichten Standes und hoher Laubdecke, am 25. Mai dieZuwachsthätigkeit noch nicht begonnen, während bei einer 50 jährigen Eiche schon am 2. Mai in allen oberirdischen Baumteilen die ersten grossen Gefässe völlig ausgebildet waren.[2]) An den Kiefern eines geschlossenen Bestandes fand er den Zuwachs später beginnend als an licht

---

[1]) Hartig, Holz der deutschen Nadelwaldbäume. Berlin 1885. idem und R. Weber, Holz der Rotbuche. Berlin 1888. idem Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen etc. Berlin 1891. E. Mer, Comptes rend. de l'acad. française. T. CXIV, 1892, 242. 501. H. Reuss, Beitr. zur Wachstumsthätigkeit des Baumes nach praktischen Beobachtungsdaten des laufenden Stärkenzuwachsganges an der Sommerlinde. Forstlich-naturw. Ztschr. II. 1893, 145. Vgl. auch H. v. Mohl, Bot. Ztg. 1844 und Jost, Ber. der deutschen Bot. Ges. 1892. idem, Bot. Ztg. 1893.

[2]) Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes. (Forstlich-naturw. Zeitschr. III. 1884 p. 1.)

stehenden, wie überhaupt an langsam wachsenden, gedrückten und beschatteten Bäumen die Cambiumthätigkeit sehr spät beginnt. Im Unterholz endlich erscheinen nach MER[1]) die ersten Elemente eines neuen Jahresringes 10—15 Tage später als bei den stehen gelassenen Ueberhältern, infolge der späteren Erwärmung der Zweige des ersteren durch die Sonne. Das Cambium erwacht nicht in allen Baumteilen gleichzeitig und selbst an ein- und demselben Querschnitte kann eine Seite noch ruhen, eine andere schon im Dickenzuwachs begriffen sein. An 25 jährigen und jüngeren Eichen, Buchen, Hainbuchen, Linden, Pappeln und Tannen verschiedener Standorte und Altersklassen beginnt nach MER die Thätigkeit des Cambiums in den jüngsten Trieben; bei älteren Bäumen gleichzeitig auch am Wurzelanlauf und basalen Zweiganschwellungen. Von den Astspitzen schreitet sie dann auf die älteren Teile der mittleren Aeste und zuletzt auf den unteren Stammteil vor. Hierin stimmt MER also mit den alten von NÖRDLINGER in seiner Forstbotanik (1874, I. 155) citierten Angaben THEODOR HARTIGS überein, wonach die Holzbildung zuerst in den Zweigspitzen sich regt und sich langsam gegen unten senkt. Die Zeitdifferenz zwischen dem Beginn des Zuwachses in den Zweigspitzen und in den unteren Stammteilen wird ebendort für Lärche und Ahorn zu vier Wochen, für die Eiche und Föhre schon für Anfang Mai als unmerklich angegeben. Der weitere Verlauf und namentlich auch das Ende der Cambiumthätigkeit steht in scharfem Gegensatze zu dem Sprachgebrauch, der die zuerst gebildeten Holzelemente Frühlingsholz, die späteren Herbstholz nennt. Wie wir noch näher sehen werden, ist es Thatsache, dass die ersten Elemente des Jahresrings weitlumiger zu sein pflegen als die letzten, aber diese werden noch im Sommer gebildet und von den zwischen jenen Anfangs- und Endelementen liegenden Gebilden weiss man bisher nur für wenige Fälle wie weit sie dem Frühling oder der späteren Jahreszeit angehören. Die folgenden Daten mögen dem Gesagten als Beleg dienen.

Nach R. HARTIG war in Rotbuchen von 50—150 jährigem Alter bis Mitte Juni der Zuwachs zu $^1/_3$, bis Anfang Juli zu $^1/_2$, Ende Juli zu $^3/_4$ und Mitte August etwa fertig gebildet. Die ganze Thätigkeit des Cambiums dauerte also $2^1/_2$ Monate, von etwa 4 Wochen vor dem längsten Tage bis 6 Wochen nach demselben. Eine 50—60 jährige Eiche hatte nach R. HARTIG am 2. Mai bereits in allen oberirdischen Teilen die ersten Gefässe gebildet. Am 21. Juni war an ähnlichen Bäumen der Zuwachs etwa zur Hälfte fertig, aber ungleich in den verschiedenen Stammteilen. In Bruchteilen des vorjährigen Ringes ausgedrückt fanden sich folgende Breiten:

In 1,3 m	Höhe	0,45	In 7,9 m	Höhe	0,72
„ 3,5 m	„	0,45	„ 12,3 m	„	0,57
„ 5,7 m	„	0,45	„ 14,5 m	„	0,56 (3—4 jähriger Trieb).

Am 19. August war der Zuwachs im unteren Stammteile abgeschlossen bis zu einer Baumhöhe von 5,7 m; bei 7,9 m und 10,1 m die letzten Organe schon angelegt, aber noch unfertig, d. h. dünnwandig und nicht verholzt. In den 1—6 jährigen Zweigen fand noch Zuwachs statt. Am 5. September aber war der Zuwachs in allen oberirdischen Teilen völlig abgeschlossen. Hier dauerte die Zuwachsthätigkeit 4 Monate, 2 Monate vor und 2 nach dem längsten Tage. Für Kiefer, Fichte und Lärche legt HARTIG die Zuwachsthätigkeit im Gipfel auf Mai, Juni und Juli; in Brusthöhe auf Juni, Juli, August. Bei der Weisstanne fand er am 29. Juni durchschnittlich am

[1]) Sur les causes de variation de la densité des bois (Bull. de la soc. bot. de France. T. XXXIX. 1892.

ganzen Schaft bereits $^3/_4$ der Ringbreite vollendet, an zahlreichen älteren Fichten bei Berchtesgaden in Brusthöhe die Zellteilungen im Cambium Mitte August nahezu beendigt. Nach Mer beginnt der Teil des Jahresringes, welcher gewöhnlich als Herbstholz bezeichnet wird, bei den Koniferen gegen den 15. August sich zu bilden, bei der Eiche schon gegen Mitte Juni, die Uebergangsschicht zwischen Frühjahrs- und Herbstholz bei der Tanne am 15. Juni. Im allgemeinen ist nach diesem Forscher das letztere gegen den 15. September fertig bis auf die grossen Wurzeln und den Stamm, wo der Termin sich bis gegen Ende des Monats hinausschiebe. In Bezug auf die Teile eines und desselben Baumes erfolgt das Aufhören der Cambiumthätigkeit in einem geschlossenen Bestande am frühesten in den basalen und mittleren Teilen der weniger kräftigen unteren Aeste, dann erst in ihren oberen Trieben. Bei Einzelbäumen hört sie in den starken Aesten zuerst an der Spitze, dann in der Mitte und zuletzt in deren basaler Anschwellung auf. Im Stamme erlischt sie im allgemeinen von oben nach unten, in schwächer wachsenden Individuen aber zuerst unten. Am längsten dauert sie in dem unteren Teile des Wurzelanlaufs, der auch die breitesten Jahresringe besitzt.

Das Dickenwachstum der Wurzeln beginnt nach Mer 10—15 Tage später als das der oberirdischen Teile und zwar zuerst in den ältesten Wurzelpartien, um von da sich über die jüngsten zu verbreiten. Nach Th. Hartig fängt es in den $^1/_2$zölligen Seitenwurzeln des Ahorn Mitte Juni, bei der Eiche erst anfangs August, in den Faserwurzeln noch später an (Bot. Ztg. 1858). Nach Mer geht das Dickenwachstum der Wurzeln nur 14 Tage lang weiter als im Stamm und erlischt dann in den Würzelchen zuerst. Die gesamte Holzbildung der Wurzeln würde danach, wie auch Th. Hartig — nur für Koniferen? — annahm, nur etwa 2 Monate dauern. Nach Russow[1]) dagegen beginnt bei Eiche, Esche, Kiefer und Lärche der Holzzuwachs in der Wurzel nur wenige Tage nach dessen Anheben im Stamme. Nach seinen Untersuchungen findet bei der Traubenkirsche und der Linde der Beginn der Gefässbildung fast gleichzeitig in den beiden genannten Pflanzenteilen, bei der Linde in der Wurzel sogar früher als im Stamme statt. Gulbe[1]) stimmt mit Mer darin überein, dass die Thätigkeit des Cambiums von der Stammbasis aus in die dickeren und zuletzt in die dünneren Wurzeln fortschreitet und lässt vom Beginn des Zuwachses in den jüngsten Sprossen bis zu diesem letzteren Zeitpunkte etwa 4—5 Wochen vergehen. Erst in der zweiten Hälfte des Oktober hört nach seinen auf 17 Laub- und Nadelhölzer sich erstreckenden Beobachtungen die Cambiumthätigkeit in den Wurzeln völlig auf, nachdem sie im Laufe von 2 Monaten zuerst in den jungen Sprossen, dann in den Aesten, dem Stamm und den dickeren, zuletzt in den dünnen Würzelchen erloschen ist, also, von der Zeit abgesehen, in derselben Weise wie das Erwachen der Cambiumthätigkeit sich ausbreitete.

H. v. Mohl[1]) fand die Holzbildung in Wurzeln den ganzen Winter über andauernd und erst im Frühling nach Beginn des Dickenwachstums der Zweige erlöschend, was nach den übrigen Beobachtungen aber auf abnorm günstigen Verhältnissen beruht haben muss.

Von besonderem Interesse sind die Daten, welche H. Reuss mit einem selbstregistrierenden Zuwachsmesser in den Jahren 1891 u. 92 an einer im Garten stehenden kräftigen Sommerlinde von etwa 15 Jahren erhielt. Die

[1]) Die hier nicht ausführlich citierte Litteratur findet sich zusammengestellt bei Strasburger, Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena. G. Fischer 1891 p. 37.

erste Zuwachsthätigkeit wurde von Reuss am 12. Mai 1891 wahrgenommen, als die Knospen bereits geöffnet und die Blattspreiten ziemlich geglättet waren. In den folgenden Tagen stieg und sank die Zuwachsthätigkeit mit der Temperatur, um nach mehreren heissen Tagen (21.—24. Mai) die höchste Tagesleistung mit 0,21 mm zu erreichen. Merkwürdigerweise wurde ungeachtet des Anhaltens hoher Temperaturen und ausreichender Feuchtigkeit in den folgenden Tagen nur eine geringe und am 27. und 29. Mai gar keine Stärkezunahme markiert. Im übrigen behielt bei hohen Temperaturen auch ein stattlicher Zuwachs bis zu dem am 5. Juli nach einer der stärksten Tagesleistungen eintretenden Schluss die Oberhand; doch fehlten nicht mancherlei Schwankungen und unvermittelte Sprünge, die im einzelnen sich nicht zu den äusseren Verhältnissen in Beziehung bringen lassen. Die auffallend frühzeitige Arbeitseinstellung des Cambiums hing vielleicht mit der reichlichen Bildung von Blüten zusammen, die bereits am 8. Juli geschlechtsreif waren. Die gesamte Zuwachsthätigkeit dauerte 1891 mit Einschluss von 5 Ruhetagen (am 26. Mai, 28. Mai, 10. Juni, 17. Juni, 30. Juni) 55 Tage lang, während deren der Baum bei einer täglichen Durchschnittsleistung von 0,063 mm (Maximum 0,21; Minimum 0,01 mm) einen 3,46 mm starken Holzring erzeugt hatte. In dem rauhen Frühjahr des Jahres 1892 war ein Zuwachs erst am 22. Mai nachweisbar, bei beginnender Glättung der Blattspreiten. In der letzten Junidekade wurde die Maximalleistung (0,18 mm) erreicht. Am 19. Juli zeigte der Anflug honigsammelnder Bienen die volle Blüte an und gleichzeitig sank der Zuwachs schnell und dauernd, um am 18. August für längere Zeit ganz auszusetzen, dann aber nach der abnorm heissen zweiten Augusthälfte unter erneuter Triebbildung noch ein kurzes, schwaches und mehrfach unterbrochenes Aufflackern zu zeigen. Die gesamte Zuwachsthätigkeit dieses zweiten Jahres umfasste, mit 11 zerstreuten Ruhetagen und einer zusammenhängenden 15 tägigen Ruheperiode (18. August bis 1. September), 112 Tage, also den doppelten Zeitraum des Vorjahres. Es entstand in dieser Zeit bei einer Durchschnittsleistung von täglich 0,044 mm ein 4,89 mm starker Zuwachsring. Ein Zusammenhang der Zuwachsgrösse mit der Temperatur war 1892 noch undeutlicher als im Jahre vorher, so dass Reuss zu dem Schlusse kommt, der Baum sei ein recht eigenwilliger Geselle. Am richtigsten wird man annehmen, dass der Rythmus der Zuwachsthätigkeit, d. h. ihr anfängliches Ansteigen und späteres Absinken, eine innere, von äusseren Umständen nicht direkt abhängige Eigenschaft des Cambiums ist. Es stellt einen speziellen Fall der allem Wachstum eigenen Periodizität dar, welche wir in Kapitel I schon an den Sprossen kennen lernten. Die absolute Grösse der einzelnen Zuwachsleistungen kann und wird deswegen doch von jenen Umständen, speziell von der Temperatur und der Nährstoffzufuhr seitens der Blätter, beeinflusst werden. Die Deutung der einzelnen Sprünge und Schwankungen in den Aufzeichnungen des Instrumentes ist nicht wohl thunlich, so lange nicht ausgedehntere Beobachtungsreihen vorliegen. Als Fehlerquelle sind die Volumschwankungen zu erwähnen, welche der Baum infolge wechselnder Temperaturen und wechselnden Wassergehaltes erleidet. Solche traten namentlich im Winter hervor. So ging der Apparat von 4,87 mm am 2. Dezember 1893 bei + 2° C. auf 3,95 mm am 13. Januar bei — 21° zurück. Physiologisch interessant ist noch, dass der Reuss'sche Apparat hauptsächlich in den Abendstunden nach Sonnenuntergang Zuwachs anzeigte, an heiteren Tagen später, an trüben früher, gewöhnlich zwischen 8 und 9 Uhr beginnend. Nach 11 Uhr nachts war keine Stärkezunahme mehr zu beobachten. Beispielsweise ergaben aufeinanderfolgende Ablesungen in Hundertel-

millimetern am 14. Juni früh 110, abends 7 Uhr 110, 8 Uhr 110, 9 Uhr 112, 10 Uhr 115, 11 Uhr und später 115, am 15. Juni früh 115, abends 7 Uhr 115, 8 Uhr 123, 9 Uhr 128, 10 Uhr 128, 11 Uhr und später 129.

8. Die Gestalt des Baumstammes.

Wenn, wie gezeigt wurde, die Thätigkeit des Cambiums das Dickenwachstum der Bäume bewirkt, so müssen die Eigentümlichkeiten der Gestalt erwachsener Stämme sich auf jene verborgene Thätigkeit zurückführen lassen. Wir unterscheiden an einem Stamme drei Teile: den sogenannten Wurzelanlauf, den astfreien Schaft und die Krone. Der erstere ist die dicht über dem Erdboden befindliche Stammpartie, welche durch ein besonders starkes Dickenwachstum ausgezeichnet ist, das sich aber nicht weit nach oben hin fortsetzt. Den astfreien Stamm lassen wir in Brusthöhe, d. h. etwa 1,5 m über dem Boden, beginnen und bis zum Ansatz der untersten Seitenäste reichen, welche ihrerseits den Anfang der Krone bilden. Will man den Zuwachs kennen lernen, welchen ein Baum in irgend einer Stammzone während eines Jahres erfahren hat, so misst man die Breite des betreffenden Jahresringes an jener Stelle und berechnet hieraus und aus dem äusseren und inneren Umfange des Ringes seinen Flächeninhalt. Dieser stellt den Flächenzuwachs der Stammstelle dar. Man erkennt leicht, dass dieser Flächenzuwachs nicht allein in der Ringbreite sich ausspricht. An dicken Stämmen kann sehr wohl ein schmaler Ring dennoch einen grösseren Flächenzuwachs bedeuten als ein viel breiterer Ring an einem dünneren Stamme. Im allgemeinen gilt nun das Gesetz, dass im astfreien Schafte, so lange die Krone reichlich beleuchtet ist, der Flächenzuwachs nach unten zunimmt, obwohl die Jahrringbreite, wenn nicht ausnahmsweise Begünstigungen der Vegetation (Lichtungszuwachs) stattfinden, nach unten gewöhnlich kleiner wird. Bäume mit schwach ausgebildeter, von übermächtigen Nachbarn beschatteter Krone dagegen zeigen eine Abnahme des Flächenzuwachses in derselben Richtung. In der Krone selbst nimmt noch deutlicher als im astfreien Schafte die Zuwachsgrösse von oben nach unten zu. Die Gestalt der astfreien Schäfte liegt zwischen der eines Kegels und der eines Cylinders und man sieht nach dem Obigen ein, dass sie sich umsomehr einem Cylinder nähern wird, je mehr der Gesamtzuwachs den höheren Stammteilen zu gute kommt; umsomehr aber dem Kegel, je mehr die Zuwachsmasse nach der Schaftbasis hin sich anhäuft. Die Praktiker drücken den Inhalt eines Baumstammes mit Hilfe der sogenannten Formzahlen aus. Es sind dies Zahlen, welche das Verhältnis zwischen dem wirklichen Stamminhalte zu dem stereometrisch berechneten Inhalte eines Cylinders von gleicher Grundfläche und Höhe, der „Grundwalze“, angeben. Als Grundfläche wird für die sogenannten echten Formzahlen eine in $^1/_{20}$ der Scheitelhöhe, den Wurzelanlauf abgerechnet, gemessene Baumzone angenommen. Wird z. B. die Normalformzahl im Haubarkeitsalter stehender Fichten zu durchschnittlich 0,47 angegeben, so ist damit gesagt, dass der Stamminhalt forstlich normal erzogener Fichten jenes Alters 47 % ihrer Grundwalze ausmacht.[1]) Je näher die Gestalt des Baumstammes dem Cylinder kommt, um so „vollholziger“ wird er genannt, während man rasch und stark nach oben sich verjüngende Bäume als „abholzig“ bezeichnet. Die Gestalt des Stammes im einzelnen

[1]) M. R. Pressler, Das Gesetz der Stammbildung etc. Leipzig 1865. R. Hartig, Dickenwachstum der Waldbäume. Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen 1870 Bd. III.

hängt ab von der Natur des Baumes und von äusseren Einwirkungen, unter welchen die Beleuchtungs- und die Bodenverhältnisse, d. h. die Ernährung, dann aber auch der Wind die Hauptrolle spielen. Wie alle Erzeugnisse der organischen Welt ist auch der Baumstamm in ausgezeichneter Weise den Ansprüchen angepasst, welche während des Lebens an ihn gestellt werden. Diese Ansprüche sind, soweit sie seine Gestalt betreffen, mechanischer Natur. Das Gewicht der von ihm zu tragenden Krone verlangt Widerstandsfähigkeit gegen das Zerknicken, welches namentlich bei jeder seitlichen Ausbiegung des Stammes aus seiner Gleichgewichtslage droht, zumal wenn Schnee- und Eisanhang das Gewicht der Krone vervielfachen. Dazu kommt die Biegungsfestigkeit, welche der Baum einem jeden Windstosse gegenüber nötig hat. Auch einer gewissen Steifheit und Unbeweglichkeit bedarf der Waldbaum, damit nicht die gegenseitigen Reibung der Kronen einen zu hohen Grad erreiche. Die Erfüllung aller dieser Forderungen steht im Widerstreit mit dem Bestreben des Baumes, Krone und Wurzelsystem nach Möglichkeit auszubreiten, da sie Baustoffe beansprucht, welche naturgemäss dem letzterwähnten Zwecke entzogen werden müssen. Wie Metzger[1]) in einer Reihe sehr interessanter Aufsätze ausführt, hat sich ein Ausgleich in der Weise herausgebildet, dass der Baumstamm die Gestalt eines mit möglichst geringem Materialaufwande hergestellten biegungsfesten Trägers erhält. Wird ein Balken an einem Ende befestigt und durch eine am anderen Ende angreifende Kraft gebogen, so bricht er am leichtesten an der Befestigungsstelle. Alle übrigen Partien des Balkens sind weniger gefährdet. Man braucht daher, wenn man Material sparen will, den Balken nicht überall gleich stark zu nehmen, sondern kann ihn von der Befestigungsstelle aus nach dem anderen Ende hin sich verjüngen lassen. In der Nähe des Angriffspunktes der biegenden Kraft halten viel dünnere Stellen ihr das Gleichgewicht, als nach dem Befestigungspunkte hin, wo sie mit grösserem Hebelarme wirkt. Ein Balken, dessen Verjüngung so gewählt ist, dass er auf seiner ganzen Länge einer am Ende angreifenden, biegenden Kraft denselben Widerstand entgegensetzt, oder dass, mit anderen Worten, für jeden seiner Querschnitte die Gefahr, dass in ihm der Bruch erfolgt, die gleiche ist, heisst ein Träger gleichen Widerstandes (s. Fig. 42). Solche Träger stellen nach Metzger die Baumstämme, speziell die Stämme der Fichten dar und auch die Veränderungen, welche ihre Gestalt im Laufe ihres Lebens bei sich verändernder Inanspruchnahme erfährt, sind dieselben, wie sie an einem derartigen Träger nach den Gesetzen der Mechanik ausgeführt werden müssten. Als biegende Kraft kommt nur der Wind in Betracht und so führen alle Erscheinungen des Baumlebens, welche die Angriffsfläche des Windes an einem Individuum verändern, zu einer Gestaltsveränderung des Stammes in dem angegebenen Sinne. Je stärker die Beanspruchung eines Trägers gleichen Widerstandes durch eine am Ende

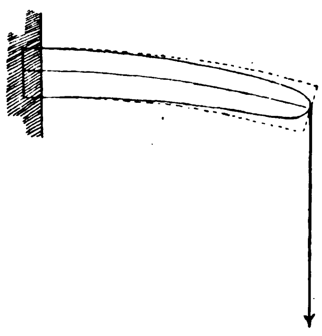


Fig. 42. Ein Träger gleichen Widerstandes in einem parallelepipedischen Balken mit demselben basalen Querschnitt eingeschrieben. Nach Metzger.

[1]) Der Wind als massgebender Faktor für das Wachstum der Bäume. Mündener forstliche Hefte. III, 1893 und Studien über den Aufbau der Waldbäume nach statischen Gesetzen. ib. V. VI beide 1894.

wirkende biegende Kraft ist, desto rascher muss seine Stärke vom freien zum befestigten Ende hin zunehmen: desto mehr gleicht er einem abholzigen Baume. Und wirklich sind nach Metzger die Bäume um so abholziger, je stärker sie der Wind zu erfassen vermag. Die Abholzigkeit in ungestörtem Freistande wachsender Stämme, die besonders starke Zunahme der unteren Stammpartien im Lichtungszuwachs nach plötzlicher Freistellung vorher im Schlusse gewesener Bäume, die mit der Meereshöhe des Standortes zunehmende Abweichung der Stämme von der Cylinderform[1]) — alle diese Erscheinungen sind eine Folge der mechanischen Wirkung des Windes. Verringert sich in einem Bestande die Windwirkung, indem das Unterholz heranwächst, die Kronen benachbarter Bäume in Schluss kommen oder endlich die Kronen durch Wegnahme der unteren grünen Aeste verkleinert werden, so fällt der Anlass zu besonderer Verstärkung der unteren Baumteile weg. Die Steigerung des Dickenzuwachses nach der Stammbasis hin — vom Wurzelanlauf immer abgesehen — wird geringer und der Stamm vollholziger. Von besonderem Interesse sind noch die Beziehungen, welche Metzger zwischen dem angeführten Verhalten des Stammes und dem Höhenwuchs der Bäume findet. Die Kurzschäftigkeit von Solitärbäumen im Gegensatz zur Langschäftigkeit im geschlossenen Bestande, das plötzliche Nachlassen des Höhenwuchses nach (Plänter-) Durchforstungen, das relativ starke Höhenwachstum „eingeklemmter" Stämme erklärt sich ihm aus dem Streit um die Baustoffe zwischen Krone und Stamm. In all den angeführten Fällen geht geringerer Höhenwuchs mit stärkerer Beanspruchung durch den Wind Hand in Hand. Geringerer Höhenwuchs aber bedeutet nichts anderes als schwächere Entwickelung des Gipfeltriebes und wohl auch anderer neuer Jahrestriebe. Das durch die Windwirkung geweckte erhöhte Festigkeitsbedürfnis des Stammes hat der Krone Baustoffe entzogen.

Die Art der Einwirkung des Windes auf die Verwendung der Nährstoffe in dem einen oder dem anderen Sinne bezeichnet Metzger als einen „Anreiz". Wir dürfen darunter wohl eine ähnliche Beeinflussung verstehen, wie sie die Schwerkraft auf die Wachstumsrichtungen der Sprosse und Wurzeln ausübt. Die Drehung des Hahnes einer Dampfmaschine, welche den Dampf in den Cylinder strömen lässt, veranlasst die Maschine zu Leistungen, welche mit der Bewegung des Hahnes durch den Arbeiter in gar keinem Verhältnisse stehen. Der Pflanze gegenüber spielt der Winddruck nur die Rolle des Arbeiters. Er gibt den zunächst betroffenen Protoplasten einen Anstoss, welcher durch eine Kette komplizierter, noch unerforschter Vermittelungen schliesslich die Thätigkeit der Cambiumzellen so beeinflusst, dass das jedesmalige Dickenwachstum in der beschriebenen, angemessenen Weise von statten geht.

So ansprechend die im Obigen kurz skizzierten Ausführungen Metzger's sind, darf doch nicht verhehlt werden, dass ihnen noch die experimentelle Begründung mangelt. Zu bedenken ist namentlich, dass alle die Umstände, welche die von der Krone dem Winde dargebotene Druckfläche vergrössern oder verkleinern, auch die Ernährungsthätigkeit derselben beeinflussen. Es besteht daher die Möglichkeit, dass auch dies allein zu den angeführten Veränderungen der Zuwachsthätigkeit beitragen könne.

Im Anschluss an Vorstehendes sei noch bemerkt, dass auch die Querschnittsform der Bäume in mechanischer Beziehung nicht bedeutungslos ist. Nach

---

[1]) Seiroku Honda, Einfluss der Höhenlage der Gebirge auf die Veränderung des Zuwachses der Waldbäume. Allgem. Forst- und Jagdzeitung 1892. 361.

Detleffsen [1]) müsste ein massiver Träger, welcher mit dem geringsten Materialaufwande die grösste Steifheit verbände, regulär dreikantig sein. Somit scheint der runde Querschnitt der meisten Pflanzenstengel und Stämme der sonst in der Natur herrschenden Sparsamkeit zu widersprechen. Indessen ist bei dreieckigem Querschnitt Bruchsicherheit nur gegeben, wenn die angreifende Kraft, hier der Wind, senkrecht zu einer Seite des Querschnittes wirkt. Bei allen anderen Windrichtungen würde es um die Bruchsicherheit ungünstiger stehen. Da aber in der Natur der Wind von allen Seiten kommen kann, müssen wir mit Metzger zugeben, dass die kreisrunde Querschnittsform der Stämme die mechanisch praktischste sei. Bei vorwiegend einseitiger Windwirkung, wie sie in schmalen tiefen Thälern vorkommt, tritt auch elliptischer Querschnitt [1]) auf, dessen grösster Durchmesser dann jedesmal in der Hauptwindrichtung liegt.

Für die Gestaltung des Querschnittes und des Längsprofils der Aeste ist in erster Linie die Beanspruchung durch das Eigengewicht der massgebende Faktor. Der Wind greift erst in zweiter Linie ein und kommt dem Eigengewichte gegenüber um so mehr in Betracht, je steiler die Aeste nach oben gerichtet sind. Stets sind die Fichtenäste als Träger gleichen Widerstandes gebaut. Die von ihren Blättern erzeugten Baustoffe finden drei verschiedene Verwendungen. Ausser der Verstärkung der Aeste müssen sie deren Spitzenwachstum und weiteren Verzweigung durch Entwickelung neuer Jahrestriebe dienen; der Rest wird dem Stamme zugeführt und kommt dessen Dickenwachstum zu gute. Je mehr nun das Eigengewicht der Aeste zunimmt, eine desto grössere Menge ihrer Baustoffe wird auf ihre Verstärkung verwandt, und bei dieser Sachlage ist es natürlich möglich, dass alles, was der Ast produziert, auch von ihm selbst verbraucht wird. Von diesem Moment an trägt er nichts mehr zur Verstärkung des Stammes bei und ist somit vom forstlich-kaufmännischen Standpunkte aus für den Baum ziemlich wertlos geworden. Metzger berechnet, dass die Krone des Einzelstammes dann das Maximum an Schaftzuwachs leistet, wenn ihre unterste Schicht je nach der Standortsgüte einen Durchmesser von 5; 4,4; 3,8; 2,8; 2,5 m erreicht hat. Jede weitere Vergrösserung der Krone durch Beibehaltung und Verlängerung der unteren Aeste kommt, meint er, dem Stammzuwachs nicht mehr zu gute. Die länger als 2,5; 2,2; 1,9; 1,4 resp. 1,25 m ausgelegten Aeste verbrauchen die von ihnen produzierten Bildungsstoffe schon gänzlich für sich. Die praktischen Konsequenzen aus diesen Rechnungen und Ansichten zu beurteilen liegt nicht in der Kompetenz des Verfassers.

[1]) Grundner, Untersuchungen über die Querflächenermittlung der Holzbestände. Berlin 1882 cit. bei Metzger Studien etc.

Kapitel V.

Die Elemente des Holzkörpers der Bäume.

1. Die Verholzung.

Die Gesamtheit der Produkte, welche das Cambium nach der Markseite der Zweige, Stämme und Wurzeln hin erzeugt, bildet zusammen mit den unbedeutenden Gruppen von Holzelementen, welche schon vor der Ausbildung des Cambiumringes in dem jungen Spross vorhanden waren, den Holzkörper des Baumes, den Teil, der nächst den vegetabilischen Nahrungsmitteln das wichtigste pflanzliche Erzeugnis unseres Klimas darstellt. Seine grösste Masse, eben die Cambiumprodukte, nennen wir sekundäres Holz; jene ersten ursprünglichen Holzelemente primäres Holz oder Markkrone, weil sie aus dem mächtigen Cylinder des sekundären Holzes heraus, übrigens dem blossen Auge kaum sichtbar, wie Zacken in das Mark vorspringen.

Allen Elementen des Holzkörpers der Bäume gemeinsam ist die chemische Beschaffenheit ihrer festen Wände. Kaum beginnt eine markwärts vom Cambium abgeschiedene Zelle sich von ihren Schwestern durch abweichendes Wachstum zu unterscheiden, so tritt auch schon eine Umwandlung ihrer Cellulosehaut ein, die sich noch in derselben Vegetationsperiode vollendet und anscheinend nur selten unvollständig bleibt, wie öfter bei der Weymouthskiefer und bisweilen auch bei der gemeinen Kiefer, wo, nach R. Hartig (Flora 1882), dann die betreffenden Häute bis ins späte Alter Cellulosereaktionen erkennen lassen. Man nennt jene Umwandlung Verholzung. Die Häute verlieren dabei die Fähigkeit der Cellulose, sich mit Jod und Schwefelsäure blau zu färben, sie werden weniger elastisch, weniger zugfest und unverdaulich für Tiere, gewinnen aber an Geschmeidigkeit, d. h. dem Vermögen, auch über die Elastizitätsgrenze hinaus dehnenden Kräften nachzugeben.[1]) Auch die Quellbarkeit der Zellwände verringert sich durch die Verholzung. Wie gross sie aber trotzdem noch ist, geht aus einer Untersuchung F. Roth's [2]) hervor, nach welcher im Sommerholz von *Pinus strobus* und *Pinus palustris* beim Trocknen ein Schwinden der Zellwände um 15 bis 31 %, meist um 20 bis 26 % eintritt. Eine solche Volumverminderung der einzelnen Zellwände beim Trocknen ist übrigens nicht zu verwechseln mit der Schrumpfung, welche ein ganzes Holzstück dabei erfährt. Dieses für die Verwendbarkeit der Hölzer bedeutungsvolle Schwinden beträgt in der Faserrichtung nur etwa 0,1 %, in der Sehnenrichtung 6—10 %, in der Richtung des Radius 3—5 %. Seine Abweichung vom Schrumpfungsprozent der Holzzellwände selbst erklärt sich daraus, dass ein Holzstück eben nicht nur aus Membranen besteht, sondern auch mit Luft oder anderen Stoffen erfüllte Zelllumina enthält.

Bei der Verholzung steigert sich der Kohlenstoffgehalt der Membranen und sie zeigen chemisch eine ganze Reihe charakteristischer Reaktionen, unter

[1]) P. Sontag, Die Beziehungen zwischen Verholzung, Festigkeit und Elastizität vegetabilischer Zellwände. Landwirtschaftl. Jahrbücher. Bd. XXI. 1892. 839.

[2]) Ueber das Verhalten der verholzten Zellwand während des Schwindens Bot. Ztg. 1894. I. 218. Ueber das technisch wichtige Schwinden ganzer Holzstücke vgl. Exner in Loreys Handbuch der Forstwissenschaft I. Bd. II. Abth. 1887. VIII.

welchen ich nur zwei herausgreife. Weingeistiger oder wässeriger Kirschholzextrakt (Phloroglucin) mit etwas Salzsäure färbt verholzte Zellwände prachtvoll violettrot; schwefelsaures Anilin mit einem Tropfen Schwefelsäure färbt sie gelb, und man kann diese Reaktion benutzen, um Holzpapier als solches zu erkennen und in sonstigem Papier Holzfasern nachzuweisen.

Durch Behandlung mit Aetznatronlauge, schwefeliger Säure und anderen Mitteln stellt die Industrie aus Holz Zellstoff dar, der z. B. zur Papierfabrikation Verwendung findet, und ebenso kann man in Präparaten, die zur mikroskopischen Untersuchung geeignet sind, die Häute der Holzelemente durch Laugen oder Säuren so verändern, dass sie die Cellulosereaktionen wieder erkennen lassen. Man stellte sich daher vor, die Verholzung bestehe in einer Inkrustierung der Cellulosehaut mit Substanzen, welche ihr durch jene Stoffe wieder entzogen würden.[1]) Die inkrustierenden Substanzen erhielten den Namen Lignin. Ihnen schrieb man den Mehrgehalt an Kohlenstoff zu, welchen verholzte Membranen der Cellulose gegenüber aufwiesen.

Reine Cellulose enthält: 44,4 % Kohlenstoff, 6,2 % Wasserstoff, 49,4 % Sauerstoff. Verholzte Membranen enthalten: 48—50 % Kohlenstoff, 6 % Wasserstoff, 43—45 % Sauerstoff. Der Gehalt an Lignin ist bei den harten und schweren Hölzern grösser als bei den weicheren, im einzelnen aber ziemlich wechselnd. Nach F. Schulze enthält Kiefernholz 41,99 %, Hainbuchenholz 51,59 %, Erlenholz 52,03 %, Eichenholz 54,12 % Lignin, es bildet bei allen also ungefähr die Hälfte der Zellwandsubstanz. Seit den aus den fünfziger Jahren stammenden Arbeiten Schulze's hat es nicht an Versuchen gefehlt, die chemische Natur des Lignins und die Art seiner Verbindung mit der Cellulose aufzuhellen. Danach ist es kein einheitlicher Körper, sondern die inkrustierenden Substanzen umfassen eine ganze Reihe von Stoffen, unter welchen Vanillin, Koniferin und Holzgummi bisher näher bekannt geworden sind. Auf die Anwesenheit des Vanillins, des wohlriechenden, in sternförmig gruppierten Nadeln krystallisierenden Stoffes der Vanille, in den verholzten Membranen schliesst man daraus, dass die oben angegebenen und andere Reaktionen der letzteren auch dem Vanillin zukommen. Ausserdem zeigen Holzextrakte dieselben Reaktionen und auch thatsächlich Vanillegeruch. Der chemischen Zusammensetzung nach besteht Vanillin aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff. Die Chemiker geben ihm die Formel $C_8H_8O_3$ und nennen es zur Bezeichnung seiner Konstitution Methylprotocatechualdehyd. Das Koniferin verrät sich im Holz durch die Blaufärbung, welche letzteres bei Behandlung mit Phenol und Salzsäure im direkten Sonnenlicht erleidet und lässt sich ebenfalls den Membranen durch Lösungsmittel zum Teil entziehen. In reinem Zustande bildet es glänzende, in Wasser lösliche Nadeln, die in Zucker (Glukose) und Koniferylalkohol zerlegt werden können. Es besteht ebenfalls aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff ($C_{16}H_{22}O_8 + 2\,H_2O$) und liefert bei Oxydation Vanillin. Von Theodor Hartig im Jahre 1861 im Safte des Lärchencambiums entdeckt, fand es sich auch im Cambialsafte der Fichten, Kiefern, Tannen und Weymouthskiefern. Sein Vorkommen in den verholzten Zellwänden ist nicht auf die Koniferen beschränkt, sondern auch bei den Laubhölzern verbreitet, wennschon es sich hier nur um geringe Mengen handelt. Das Koniferin wurde im grossen aus dem Cambialsaft der Koniferen dargestellt und weiter-

[1]) Schulze, Chem. Centralblatt 1857. Nach Husemann und Hilger, Pflanzenstoffe und Ebermayer, Physiologische Chemie der Pflanzen I. 1882. Singer, Beitr. zur näheren Kenntniss der Holzsubstanz und der verholzten Gewebe. Sitzber. d. Wiener Akad. Bd. 85 I. 1882. Seliwanoff, Holzstoff und seine Reaktionen. Arbeiten des St. Petersburger naturf. Vereins. Botanik. Bd. XX. 1889. Referat Botan. Centralblatt 1891. I. p. 279.

hin zur Fabrikation von Vanillin benutzt. Der Saft eines Fichtenbaumes von mittlerer Grösse gab nach EBERMAYER (1882) eine Quantität Vanillin, deren Wert ca. 80 Mark betrug. Diese Gewinnung des Vanillin scheint aber wieder aufgegeben zu sein, seit man gelernt hat, es aus dem Eugenol, dem wirksamen Bestandteil des Nelkenöls, zu erhalten.

Das Holzgummi,[1]) ein mit dem Dextrin verwandtes Kohlehydrat, wird aus dem Holz durch Behandlung mit verdünnter Natronlauge erhalten und zwar in grösseren Mengen aus Laubhölzern, 8—26 % des gereinigten Holzes, während es in den Nadelbäumen nur in sehr geringen Mengen vorhanden ist. Durch verdünnte Säuren kann es in Holzzucker (Xylose) übergeführt werden.

2. Die lebenden Elemente des Holzkörpers.

Der Sitz des Lebens in den Baumstämmen ist in erster Linie das Cambium und die Rinde. Nur in den Splint hinein ziehen sich von hier aus lebende Elemente, deren Masse durchaus gegen die der toten Membranen zurücktritt, welche die Wasserleitungsröhren und die der Festigung des ganzen Gebäudes dienenden Holzfasern bilden. Die lebenden Zellen den Holzes dienen als Reservoire, als Speicherorgane für denjenigen Teil der in den Blättern gebildeten Baustoffe, der nicht sofort Verwendung an den Vegetationspunkten oder im Cambium findet. Diese Baustoffe werden in der Form von Stärke oder fettem Oel angesammelt, Substanzen, deren Gegenwart zugleich oft das einzige Mittel ist, darüber zu entscheiden, ob eine Holzzelle noch lebt oder nicht. Die lebenden Elemente des Holzes wachsen nicht und teilen sich nicht, andere Lebenserscheinungen, wie Atmung, Straffheit (Turgescens) oder Bewegung des Protoplasmas, sind an ihnen schwer kenntlich zu machen; so sind wir denn in jener Frage auf die mit wässeriger Jodlösung immer leicht nachzuweisende Stärke — im Notfall, doch mit geringerer Sicherheit, auch auf das Oel — angewiesen, von welcher wir wissen, dass sie stets nur im Stoffwechsel lebender Zellen gebildet wird.

Es ist keine leichte Aufgabe, genauer den Massenanteil zu bestimmen, welchen lebende Zellen am Aufbau des Holzkörpers nehmen. Sie treten auf als Markstrahlen und als mit diesen in Verbindung stehende, im Holze verteilte Zellgruppen. Das Massenverhältnis der letzteren zum übrigen Holze zu fixieren ist so gut wie unmöglich; aber wo breite Markstrahlen vorhanden sind, kann man sich durch Messung und Zählung der letzteren eine ungefähre Vorstellung von der vorhandenen Masse lebenden Gewebes machen. Derartige Bestimmungen sind von ROBERT HARTIG[2]) an der Eiche durchgeführt worden und haben das interessante Resultat ergeben, dass der Anteil der Markstrahlen am Holze um so grösser ist, je umfangreicher die Ernährungsthätigkeit der Blätter sich gestaltet und je grösser demnach auch voraussichtlich die Menge der Reservestoffe ist, die im Baume abgelagert werden. In der Jugend ist der Prozentsatz der grossen Markstrahlen — die Eiche besitzt auch kleine, schmale — am Holzkörper am kleinsten. Er nimmt dann zu und bleibt von einem gewissen Alter ab sich gleich. Eine 400jährige Eiche zeigte HARTIG im 40. Lebensjahre 4,1 % Markstrahlgewebe im Holzkörper; von da an vermehrten sich die Mark-

---

[1]) THOMSEN, Journal für prakt. Chemie. 19. Neue Folge. 1879. 146.

[2]) R. HARTIG, Untersuchungen über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes. Forstlich-naturwissenschaftl. Zeitschrift. III. 1894.

strahlen und wurden breiter, so dass sie endlich über 8 % vom Holze ausmachten. Mit dem 140. Jahre wurde die Eiche freigestellt und wuchs als Oberständer im jungen Buchenbestande ein. Die Krone wurde voll beleuchtet, der Boden gedeckt und unter den so geschaffenen günstigen Ernährungsverhältnissen bildeten von da an die Markstrahlen 10—12 % des ganzen Holzkörpers. Auch die Ausbildung der einzelnen Markstrahlen richtet sich, nach HARTIG, nach der Thätigkeit der Krone. Bäume, welche durch freie Entwickelung und Beleuchtung der Krone im Wuchse begünstigt sind, sorgen auch in auffälliger Weise für breite Markstrahlen. Es mag schon hier bemerkt sein, dass dies, nach HARTIG, auf die Qualität des Holzes keinen Einfluss hat.

Aehnliche Bestimmungen hat BERTOG[1]) für das Tannenholz durchgeführt. Es ist eine Bestätigung der oben ausgesprochenen Ansicht über die Bedeutung der lebenden Zellen im Holze für den Baum, dass hier ihr Anteil sich als kleiner erwies, als bei der Eiche. Es ist, wie BERTOG auch ausspricht, anzunehmen, dass die Nadelhölzer weniger der Reservestoffe und Reservestoffbehälter bedürfen, da sie nicht jährlich ihr ganzes Laub verlieren. Während die jungen Triebe sich entwickeln, sorgen die Nadeln des Vorjahres bereits wieder für die Bereitung neuer Baustoffe. Auch die Beteiligung der Markstrahlen am Holzkörper nach den verschiedenen Baumteilen ist bei der Tanne anders als bei der Eiche. Ihr Anteil ist sehr gross in der Wurzel und in der Krone, am niedrigsten im kronenfreien Schafte von etwa 4 m Höhe an aufwärts. Bei einem ersten Klassenstamm betrug er z. B. in der Wurzel 8 %; bei 1,3 m Höhe im 115. Jahresringe 6,1 %; bei 10,9 m 4,0 % und bei 26,9 m 6,1 %. Wurzel, unterster Stammteil und Krone dienen also vorzugsweise der Speicherung von Reservestoffen. Nach MAYR sind diese Teile auch besonders harzreich. Bei der Eiche fand HARTIG eine auffallende Abnahme des Markstrahlanteils von unten nach oben im Stamme, der auf eine Verminderung der Anzahl der Markstrahlen sich zurückführen liess. An 400 jährigen Eichen gingen in der Wuchsperiode 360—400 Jahre unten 4, oben nur 1,7 Strahlen auf 2 cm Stammumfang. Für die Fichte berechnet BERTOG den Markstrahlanteil auf 3—4 % des Holzkörpers. Bei der Roteiche (*Quercus rubra* L.) fand EICHHORN[3]) Markstrahlanteile von 18,5 und 20,9 % in den breiten Jahrringen der ersten 40 Jahre. Als später infolge der Bedrängung durch die Nachbarbäume die Ringbreite zurückging, sank der Markstrahlanteil auf 16,3 % und 15,8 %. Bei den herrschenden Stämmen blieb der prozentuale Anteil der Markstrahlen für die verschiedenen Lebensalter annähernd gleich. Auch bei der Roteiche scheinen also Grösse der Krone und Beleuchtung für die Ausbildung der Reservestoffbehälter bedeutungsvoll zu sein.

Die Markstrahlen sind in der Hauptsache aus Zellen aufgebaut, deren Gestalt sich am besten mit der eines länglichen Ziegelsteins mit abgerundeten Kanten vergleichen lässt. Uebereinstimmend mit ihrer Funktion, Stoffe aus der Rinde in das Holz hinein zu leiten, sind sie so gelagert, dass ihre Längskanten in der Richtung des Strahles, d. h. vom Mark zur Rinde verlaufen. In solcher Lage zusammengefügt, bilden sie Mauern, welche an den anderen, meist der Länge der Zweige und Stämme nach gestreckten Holzelementen quer vorbeistreichen. Die Markstrahlen, welche vom Marke bis zur Rinde reichen, nennt man primäre, diejenigen, welche erst während

[1]) BERTOG, Untersuchungen über den Wuchs und das Holz der Weisstanne und Fichte Forstlich-naturw. Zeitschrift IV 1895. EICHHORN, Untersuchungen über das Holz der Roteiche, ib. IV, 1895; vgl. auch MAYR, Das Harz der Nadelhölzer.

des Dickenwachstums auftreten, sekundäre Markstrahlen. Die Bildung der letzteren geht von Cambiumzellen aus, welche oft schon früh durch ihre Gestalt von ihren Namensgenossen sich unterscheiden und statt anderer Holz- und Rindenelemente nach der Aussen- und Innenseite ihrer Baumteile hin Markstrahlzellen erzeugen. Auf dieselbe Weise wird die Verlängerung der primären Markstrahlen während des Dickenwachstums durch Cambiumzellen bewirkt, welche in ihren Verlauf da eingeschaltet sind, wo sie aus dem Holze in die Rinde übertreten. Breite und Höhe der Markstrahlen sind sehr verschieden. Die Nadelhölzer besitzen Markstrahlen, welche nur eine einzige Zelllage breit und, abgesehen von den höheren primären, nur wenige, 1—12, Zellschichten hoch sind. Die Kiefern, Fichten, Lärchen und die Douglastanne haben ausserdem noch breitere Strahlen, welche in ihrer Mitte je einen horizontalen Harzgang einschliessen; der Weisstanne aber kommen nur jene einfachen Strahlen zu. Unter den Laubhölzern hat wie die Eiche z. B. die Rotbuche zweierlei Markstrahlen: einschichtige, schmale, mit blossem Auge nicht oder kaum sichtbare, gleichzeitig aber auch breite, gar nicht zu übersehende, aus vielen Zellschichten zusammengesetzte. Bei der Weinrebe, Platane, Berberitze und Rose sind alle Markstrahlen sehr breit, bei der Esche, zahmen Kastanie, dem Kreuzdorn, Faulbaum (*Rhamnus frangula* L.) und der Syringe kaum sichtbar. Die ungefähre Höhe der Markstrahlen ist auf Spaltungsflächen, die vom Mark zur Rinde laufen, leicht festzustellen, da die Strahlen sich durch ihren Glanz, dem sie den Namen Spiegel oder Spiegelfasern verdanken, auffallend von dem übrigen Holze abheben. Sie können bei den Eichen handhoch werden, während die Markstrahlenhöhe bei der Buche nur etwa $^1/_2$ cm beträgt.

Nördlinger gibt in seinem trefflichen Buche über die technischen Eigenschaften der Hölzer (Stuttgart 1860) folgende Daten, wozu bemerkt wird, dass Höhe und Breite der Spiegel nach der Rinde hin zunehmen.

Markstrahlen über eine schwache Spanne, d. h. über 160 mm hoch, öfters fusshoch: Waldrebe; etwa 160 mm, d. h. halbfusshoch: gemeine Erle; ungefähr 50 mm hoch: Stieleiche; ungefähr 5 mm hoch: Rotbuche; ungefähr 2 mm hoch: Zwetsche; ungefähr 1 mm hoch: Spitzahorn; ungefähr 0,5 mm hoch: Esche; ca. 0,2 mm hoch, kaum sichtbar: Buchsbaum. Markstrahlen von 1 mm Breite sind als sehr breit zu bezeichnen. Sie finden sich bei den merkwürdigen neuholländischen Casuarinen. Unter unseren Bäumen messen die Markstrahlen der Erle 0,6 mm, des gem. Ahorn 0,05 mm, der Elsebeere 0,025 und der Weiden 0,015 mm Breite.

Auf manche Spiegelfasern darf das Wort Markstrahl nur unter Vorbehalt angewendet werden, da sie, wie das Mikroskop lehrt, aus vielen einander sehr nahe liegenden schmalen Markstrahlen zusammengesetzt sind. Das ist z. B. der Fall bei der Hainbuche, deren „unechte“ Markstrahlen übrigens auch weniger durch Glanz, als durch hellere Färbung von dem sonstigen Holz sich unterscheiden.

Man erkennt aus dem Gesagten, dass die Markstrahlen zur Bestimmung der Zugehörigkeit eines Holzes benutzt werden können und sie spielen auch stets in den diesbezüglichen Tabellen eine Rolle[1]) (Fig. 43 und 44).

Die zweite Form, in welcher lebende Elemente im Holze auftreten, ist die des Holzparenchyms. Es besteht aus Zellen, die denen der Markstrahlen sehr ähnlich sehen, aber nicht in der Richtung der Baumradien gestreckt sind. Seltener gehören dazu Fasern, deren Längsrichtung dann stets mit

---

[1]) z. B. Hartig, Die anatomischen Unterscheidungsmerkmale der wichtigeren in Deutschland wachsenden Hölzer. 3. Aufl. 1890.

der der betreffenden Sprosse übereinstimmt. Die Holzparenchymzellen sind oft zu Bändern angeordnet, welche von einem Markstrahl quer durch das übrige Holz zu einem Nachbarstrahle sich hinziehen (vgl. Fig. 45). Oft auch umhüllt es die Gefässe, sich von hier aus bald nach dieser, bald nach jener

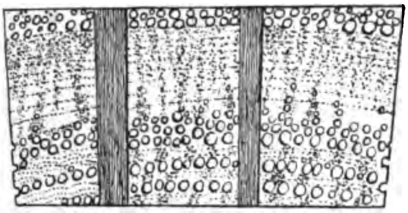


Fig. 43. Querschnitt durch Holz der Stieleiche. Nach R. Hartig.

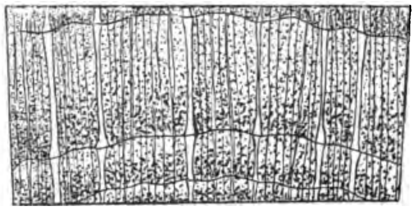


Fig. 44. Querschnitt durch Rotbuchenholz Nach R. Hartig.

Seite hin ausbreitend. Bei der Rosskastanie schliessen die einzelnen Jahresringe mit einer ein- bis zweischichtigen Lage von Holzparenchym ab. Die Kiefern führen Holzparenchym nur als Umhüllung der Harzgänge, während es bei Koniferen, welchen die Harzgänge im Holze fehlen, einfache, längs verlaufende, zwischen die übrigen Elemente eingestreute Zellreihen bildet. Manchmal erkennt man das Holzparenchym schon ohne Mikroskop; es bildet dann zahlreiche feine, dem Stammumfang parallel verlaufende Linien. Wie mannigfaltig aber auch im einzelnen die Verteilung des Holzparenchyms sich gestaltet, immer hängt es in der Weise mit den Markstrahlen und Gefässen zusammen, dass alle lebenden Elemente des Holzes untereinander in Verbindung stehen und die Gefässe sich irgendwo an solche anlehnen. „Verbindung“ ist hier nicht nur unmittelbare Nachbarschaft, sondern eine noch engere Beziehung. Die festen, ziemlich stark verdickten und verholzten Zellen der Markstrahlen wie des Holzparenchyms weisen da, wo sie aneinander oder an Gefässe oder gefässartige Elemente (Koniferen) angrenzen, rundliche, dünn gebliebene Stellen auf, die namentlich, wenn sie, wie zwischen den Markstrahlzellen und den gefässähnlichen Elementen der Kiefer, so breit sind, dass besondere Verdickungsbalken als Versteifungen der Zellwände gebildet werden, den Stoffaustausch ganz erheblich erleichtern müssen.

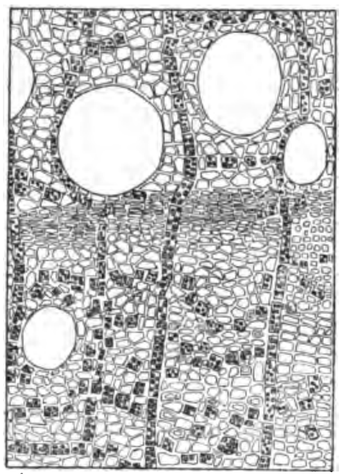


Fig. 45. Teil eines Querschnittes durch den Holzkörper eines dreijährigen Eichenastes. Die punktierten Zellen repräsentieren Markstrahlen und Holzparenchym.

Eine Frage knüpft sich noch an die obige Schilderung der lebenden Elemente des Holzes: Alle lebenden Zellen des Baumes atmen; sie bedürfen des Sauerstoffs der Luft. Auf welche Weise gelangt die letztere in das Innere des Baumes hinein? Sie benutzt schmale Gänge von oft sehr ge-

ringer Weite, welche als Lücken zwischen jenen Zellen sich hinziehen und in den jugendlichen Sprossen durch die Spaltöffnungen der Epidermis, später in den im Kap. VI näher zu beschreibenden Rindenhöckerchen nach aussen münden.

Im Anschluss an die normalen lebenden Elemente des Holzkörpers seien noch die sogenannten Markflecken, Markwiederholungen oder Zellgänge erwähnt. Es sind dies nach de Bary's Beschreibung längliche Flecke, meist in der Aussenseite, doch auch nicht selten inmitten eines Jahresringes, welche mit ihrem grössten Durchmesser der Peripherie des Ringes folgen und manchmal grössere, selbst 90° und mehr erreichende Ringstücke darstellen. In senkrechter Richtung verbreiten sie sich gangartig auf mehrere Fuss lange Strecken, teils blind endigend, teils hie und da verzweigt, in unregelmässigem Verlauf nicht selten einander kreuzend. Bei den Erlen und Sorbus-Arten, wo sie konstant auftreten, fallen die Markflecken durch braune Färbung auf, bei Pappeln und anderen Bäumen sind sie farblos. Sie bestehen aus parenchymatischen Zellen und sind nach Kienitz,[2]) in manchen Fällen wenigstens, durch den Frass von Mückenlarven im Cambium hervorgerufene Wucherungen. Nach Sorauer[3]) kann das Auftreten solcher Bildungen auch durch Eisbildung und damit verknüpfte Beschädigungen im Cambium veranlasst werden.

3. Tote Elemente des Holzkörpers.

Wenn in unseren bisherigen Betrachtungen von Zellen die Rede war, erschien stets der Protoplast, der Zellleib, als der bedeutungsvollere Teil. Im Holzkörper der Bäume aber finden wir, wie oben ausgeführt wurde, nur relativ wenige Protoplasten. Sein grösster Teil besteht aus Zellwänden, welche durch die Eigenschaften ihrer nicht mehr belebten Masse ihren Platz im Leben des Baumes ausfüllen. Jene Zellwände treten in dreierlei Formen auf: als Tracheen oder Gefässe, als Tracheiden oder gefässähnliche Elemente und als Holzfasern. Die Gefässe sind die weitesten Elemente des Holzes. Sie erscheinen auf Querschnitten als Löcher, Poren, auf Längsschnitten als Rinnen, soweit sie überhaupt mit blossem Auge kenntlich sind. Die Gefässe entstehen dadurch, dass reihenweise übereinanderliegende Zellen durch völlige oder teilweise Auflösung der sie trennenden Wände sich zu langen Röhren miteinander vereinigen. Die Protoplasten der betreffenden Zellen verschwinden entweder bald nachdem die sehr charakteristisch gebauten Zellwände ihre volle Ausbildung erlangt haben, oder sie erhalten sich noch eine Zeit lang, ohne aber eine erweisliche Bedeutung für die schliesslichen Leistungen der Gefässe zu besitzen. Die Tracheiden unterscheiden sich von den Gefässen im wesentlichen nur dadurch, dass sie aus je einer Zelle hervorgehen und somit ringsum geschlossene Membranen und oft geringere Dimensionen aufweisen. In Laubhölzern mit Gefässen zusammen vorkommend, ersetzen sie die letzteren vollständig in dem sekundären Zuwachs der Nadelhölzer. Diese führen nur in der nächsten Umgebung des Markes Gefässe. Beiderlei Elemente haben bei aller Stärke ihrer Wände doch verhältnismässig weite Innenräume, die, solange sie leistungsfähig sind, Wasser, in welchem mancherlei Stoffe aufgelöst sein

---

[1]) Vergleichende Anatomie etc. Leipzig 1877. p. 507.
[2]) A. B. Frank, Die Krankheiten der Pflanzen. II. Aufl.
[3]) Sorauer, Pflanzenkrankheiten. 2. Aufl. I, 424.

können, und Gasblasen führen. Später, zumal bei der Bildung von Kernholz (s. Kap. IX) pflegen sie durch zähe, bräunliche Substanzen verstopft zu werden. Im Gegensatz zu ihnen verschwindet bei den Holzfasern der Innenraum fast ganz gegenüber der Membran. Im einzelnen von langgestreckter Gestalt und an beiden Enden zugespitzt, bilden diese in fester Zusammenfügung eine kompakte Holzmasse, von deren prozentischer Anteilnahme am Aufbau des Baumkörpers zum grössten Teile die Härte und das spezifische Gewicht des Holzes abhängen.

Für die Membranen der toten Holzelemente ist sehr charakteristisch die Art, in welcher ihre Verdickung sich vollzieht. Dieselbe erfolgt, wie selbstverständlich, noch zu Lebzeiten der Protoplasten und geht von diesen aus. Das Auffallende ist nun, dass sie nirgends ringsum in der ganzen Zelle gleichmässig erfolgt, sondern stets gewisse Membranstellen an der Verdickung nicht teilnehmen. So treten in den ersten Gefässen eines Sprosses die Wandverdickungen in Form von Ringen oder Schraubenbändern auf. Diese Gefässe nehmen noch an dem Längenwachstum des Sprosses teil, wobei die Ringe und die Windungen der Schraubenbänder auseinander rücken. Bei den später entstehenden Gefässen bleiben mehr ovale oder auch spaltenförmige Partieen der Wände dünn, wobei dann die Verdickungen den Anblick eines jenen aufgelagerten Leistennetzes bieten (netzförmig und leiterförmig verdickte Gefässe) (s. Fig. 46). Alle diese Membranverstärkungen

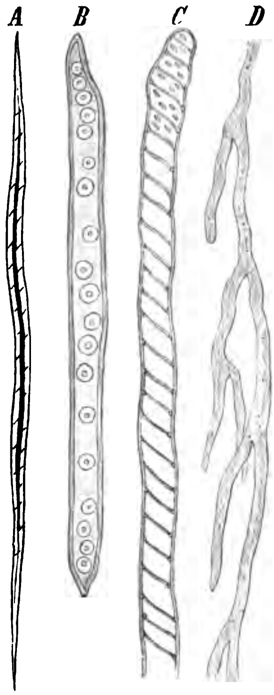


Fig. 47. *A* eine Holzfaser, *B* eine Tracheide. Die Hoftüpfel erscheinen als Kreise. *C* Stück einer Schraubentracheide. (*D* Stück einer Milchröhre.

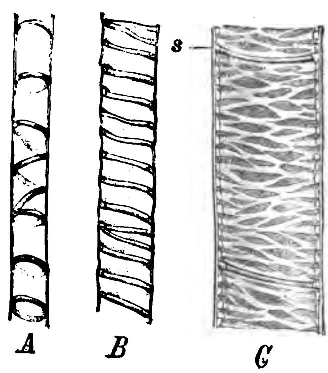


Fig. 46. Teile von Tracheiden und einem netzförmig verdickten Gefässe. *A* Ring- und Schraubentracheide. *B* Schraubentracheide. *C* Der Länge nach aufgeschnittenes Netzgefäss. Bei *s* eine der beiden durchbohrten Scheidewände.

setzen die Gefässe in stand, den Druck ihrer Umgebung auszuhalten, ohne doch den Verkehr zwischen ihrem Inhalt und dem benachbarter Elemente zu sehr einzuschränken, da derselbe durch die Lücken der Verdickungsmassen seinen Weg findet. Die merkwürdigsten und am eifrigsten studierten solcher Lücken sind die sogenannten Hoftüpfel: oft kreisförmige, unverdickt gebliebene Membranstellen, über welche sich von der Kreisperipherie her die Verdickungsmassen kuppelförmig hinüberwölben, nur über ihrer Mitte eine runde oder spaltenförmige Oeffnung lassend. Da die Hoftüpfel zweier benachbarter Elemente gerade aufeinander zu passen pflegen, so umschliessen die Wölbungen, der beiderseitigen Verdickungsmassen jedes Tüpfels einen linsenförmigen Hohlraum, der durch die dünn gebliebene Membranpartie in zwei Hälften geteilt wird und jederseits einen engen Eingang, die Oeffnung im Gipfel der Wölbungen besitzt. Die dünne Wand inmitten des Hohlraumes schmiegt sich im frischen Splintholz der Koniferen nicht selten diesen Wölbungen locker an; im lufttrockenen Splint und im Kernholz findet man sie sogar so fest angedrückt, dass eine in ihrer Mitte gelegene dickere Stelle (Torus) die Gewölbeöffnung förmlich verlötet (Russow). Besonders auffallend treten die Hoftüpfel dem Beschauer im Koniferenholz entgegen. Die toten Elemente des letzteren sind, wie schon bemerkt, fast nur Tracheiden, die mit den seitwärts von ihnen, d. h. nicht nach der Rinde oder dem Mark hin gelegenen Nachbarelementen durch Hoftüpfel in Verbindung stehen (s. Fig. 47 B). Auch die Membranverdickung der Holzfasern (s. Fig. 47 A) ist nicht ununterbrochen; doch sind hier die dünn bleibenden Stellen meist auf schmale, schräg aufwärts verlaufende Spalten beschränkt. Merkwürdig ist, dass bei Korkulme, Hasel, essbarer Kastanie, Birke, Erle u. a. eine unverholzte, anscheinend gallertig-weiche Schicht in den Faserwänden vorkommt. Um eine Vorstellung von den mannigfachen Uebergängen zu geben, welche zwischen den beschriebenen Kategorieen der lebenden und toten Holzelemente sich finden, sei im Folgenden eine nach Haberlandt's (Physiologische Pflanzenanatomie, 2. Aufl. 1896, p. 504 u. 505) Vorbild zusammengestellte Tabelle mitgeteilt, aus welcher zugleich eine vorläufige Orientierung über die Leistungen der verschiedenen Organe im Baumleben entnommen werden kann.

Bezeichnung der Formen.	Hauptfunktion.	Nebenfunktionen.
1. Tote Holzfasern mit spaltenförmigen einfachen Tüpfeln	Festigung	—
2. Tote Holzfasern mit kleinen Hoftüpfeln	Festigung	Wasserleitung
3. Dickwandige, prosenchymatische Fasern mit grossen Hoftüpfeln ohne spiralfaserige Wandverdickung	Kein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenfunktion; die Elemente sind in gleicher Weise an der Festigung wie an der Wasserleitung beteiligt.	
4. Faserförmige Tracheiden mit spiraligen Wandverdickungen		
5. Dickwandige Tracheiden und Gefässe	Wasserleitung	Festigung
6. Dünnwandige Tracheiden und Gefässe	Wasserleitung	—
7. Holzfasern mit lebenden Protoplasten	Festigung	Speicherung und Leitung von Reservestoffen
8. Dickwandige Holzparenchymzellen	Speicherung und Leitung von Reservestoffen	Festigung
9. Dünnwandige Holzparenchymzellen und ebensolche lebende Fasern (Ersatzfasern)	Speicherung und Leitung von Reservestoffen	—

Die Grössenverhältnisse der toten Elemente des Holzkörpers wechseln nicht unwesentlich mit dem Alter und nach den Höhenschichten des einzelnen Baumes, wie in dem Kapitel über die Holzqualität näher ausgeführt werden wird. Trotzdem sind ihre Masse für viele Hölzer so charakteristisch, dass NÖRDLINGER[1]) eine Skala für die Gefässweiten aufstellen konnte, der ich folgende Angaben entnehme: „Sehr grobe“ Poren: *Bignonia opurensis*; „grobe“ Poren: Stieleiche; „gröbliche“ Poren: gemeine Ulme; „ziemlich feine“ Poren: gemeiner Ahorn (*Acer pseudoplatanus* L.); „ziemlich feine—feine“

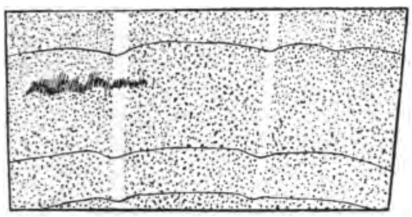


Fig. 48. Querschnitt durch Birkenholz. Nach R. HARTIG.

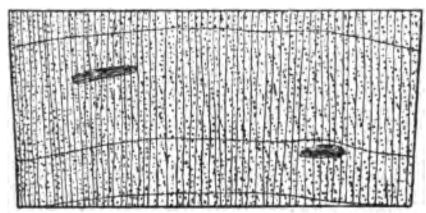


Fig. 49. Querschnitt durch Erlenholz. Nach R. HARTIG.

Poren: Pulverholz (*Rhamnus frangula* L.); „feine“ Poren: Elsebeere (*Sorbus torminalis*); „sehr feine“ Poren: Pfaffenhütchen; „äusserst feine“ Poren: Stechpalme (vgl. Fig. 43, 44, 48, 49). In Zahlen beträgt die Weite der Gefässe der Eiche 2—3 Zehntel Millimeter, während die der Ulme und Esche $^{2}/_{10}$ mm nicht erreichen (Ulme $^{158}/_{1000}$ mm, Esche $^{140}/_{1000}$ mm) und die der Birke, Erle und Linde selbst unter $^{1}/_{10}$ mm zurückbleiben (Birke $^{85}/_{1000}$ mm, Erle $^{76}/_{1000}$ mm, Linde $^{60}/_{1000}$ mm).[2]) Einige Längenangaben von Gefässen sind:[3]) Stieleiche: Gefässe von 2 m Länge zahlreich, manche 3,6 m lang; Osterluzei: zahlreiche Gefässe 3 m, einzelne über 5 m lang; *Robinia pseudacazia* 0,69 bis über 1 m lang. Durchschnittlich ist die Länge der Gefässe indessen geringer als die angeführten Zahlen und überschreitet nicht 10 cm. Die Länge der Tracheiden und Holzfasern ist bedeutend kleiner. Als Maximum sind bei Nadelhölzern 4,91 mm, bei Laubhölzern nur 1,51 mm beobachtet.[4]) Gewöhnlich aber bleiben ihre Maase hinter diesen Zahlen erheblich zurück.

Nicht in allen Laubhölzern sind die in diesem Kapitel beschriebenen Elemente nebeneinander vorhanden; von den Nadelhölzern, denen Gefässe und Holzfasern im sekundären Holze überhaupt fehlen, ganz zu geschweigen. Bei den meisten Laubhölzern[5]) z. B. Weiden, Pappeln, Erle, Birke, Walnuss, Linde, Robinie sind Gefässe, Tracheiden, Holzfasern und Holzparenchym nebst lebenden Faserzellen vorhanden, den Eichen, echten Kastanien, Hainbuchen fehlen die letzteren. Unsere drei Ahornarten, sowie der schwarze und der Traubenholunder (*Sambucus nigra* und *racemosa*) entbehren der Holzfasern, besitzen aber die anderen genannten Elemente, also Gefässe, Tracheiden,

---

[1]) Technische Eigenschaften der Hölzer 1860. 14.

[2]) HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. 1896, 281.

[3]) STRASBURGER, Leitungsbahnen 1891 und ADLER, Untersuchungen über die Längenausdehnung der Gefässräume etc. Inauguraldiss. Jena 1892.

[4]) SCHULZE, Grössenverhältnisse der Holzzellen bei Laub- und Nadelhölzern (Inauguraldiss. Halle 1882).

[5]) DE BARY, Vergl. Anatomie 1877 p. 510.

Holzparenchym und Faserzellen. Esche und Platane haben Gefässe, Holzfasern und die genannten lebenden Zellen, aber keine Tracheiden.

In der Anordnung der Holzelemente im Querschnitt besitzen wir neben dem Aussehen der Markstrahlen ein weiteres gutes Hilfsmittel zum Bestimmen der Hölzer[1]). Beispielsweise ist das Holz der Eschen, Robinien, Ulmen und Eichen durch besonders grosse Gefässe im Frühlingsteil der Jahresringe ausgezeichnet. Bei Kirschen, Pflaumen, Kreuzdorn, Pulverholz und Spanischem Flieder finden sich an den entsprechenden Stellen der Jahresringe nicht viel grössere aber bedeutend zahlreichere Gefässe als in dem übrigen Holz, wodurch die Frühlingszone locker und oft heller gefärbt erscheint. Bei Platane, Buche, Hainbuche, Hasel, Erlen, Ahornarten, Linden, Birken, Weiden, Pappeln, Rosskastanien, Ebereschen und Verwandten endlich sind die Gefässe für das blose Auge oder die Lupe ziemlich gleichmässig in der ganzen Breite der Jahrringe verteilt.

Kapitel VI.

Die Baumrinde.

1. Orientierung.

Als Rinde bezeichnen wir den ausserhalb des Zuwachsmantels (Cambium) gelegenen Teil des Baumes. Er ist an jungen Jahrestrieben sehr einfach gebaut, erleidet aber später Veränderungen, welche ihn zu einem ausserordentlich komplizierten Gewebekörper gestalten, der wegen der Vielseitigkeit seiner Leistungen im Baumleben wie wegen seiner praktischen Bedeutung für den Menschen das höchste Interesse in Anspruch nehmen darf. Die Rinde liefert der Stoffwanderung im Baume einen Teil ihrer Bahnen und hat die Hülle zu bilden, welche alle übrigen Teile des Baumes gegen die Angriffe der belebten und der unbelebten Umgebung, vornehmlich aber gegen Trocknis und allzu bedeutende Temperaturschwankungen,[2]) schützt. Viele der chemischen und physikalischen Eigenschaften, welche die Rinde zu diesen Leistungen geeignet machen, hat der Mensch für sich auszunützen verstanden. Unter den verschiedenen die Baumrinde zusammensetzenden Elementen sind besonders charakteristisch die nie fehlenden Siebröhren, über welche gleich hier das notwendigste mitgeteilt werden mag.

Es sind langgestreckte lebende Zellen, welche ähnlich den Gliedern der Gefässe in der Längsrichtung der Sprosse sich zu vielen aneinanderreihen.

---

[1]) R. Hartig, Die anatomischen Unterscheidungsmerkmale der wichtigeren in Deutschland wachsenden Hölzer. 3. Aufl. 1890.

[2]) Russel, K. L., Botanical Gaz. 1889. 216. Temperatur im Inneren von Baumstämmen. Penhallow, Botan. Jahresbericht 1892. II 646 Temperature of trees. Temperaturmaximum um 9 Uhr abends, Minimum 8 Uhr früh, daher bei Tag das Bauminnere kälter, bei Nacht wärmer als die Luft.

Die Verbindung zweier benachbarter Röhren wird jedoch nicht wie bei den Gefässen durch eine weite Durchbrechung der sie trennenden Wand bewirkt, sondern nur durch feine Poren, welche zu Gruppen, den Siebplatten, zusammengestellt sind. Die Röhren enthalten ausser dem Protoplasma, neben

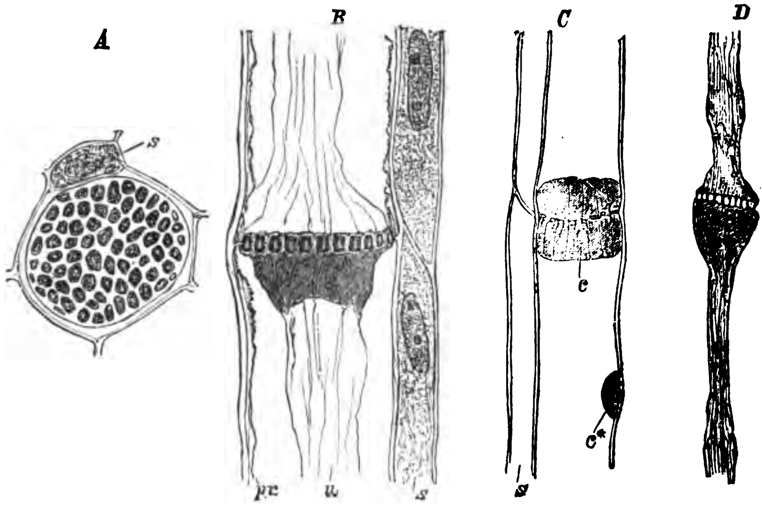


Fig. 50. Teile von Siebröhren des Kürbis mit Alkohol behandelt. *A* eine Siebplatte von oben gesehen. *B* und *C* je zwei aneinanderstossende Siebröhrenglieder mit der sie trennenden Querwand. *D* Inhaltsmasse einer derartigen Siebröhrenstelle nach Behandlung mit Schwefelsäure. *s* Geleitzellen. B.L.

kleinen Stärkekörnchen, in grossen Safträumen verdünnte Lösungen eiweissartiger Stoffe, welche durch jene Poren aus einem Röhrenglied in ein anderes übergehen können. Sie sind stets von lebenden Zellen umgeben, unter welchen man ihre von derselben Cambiumzelle abstammenden Schwesterzellen als Geleitzellen von den anderen, Bastparenchym genannten, unterscheidet (s. Fig. 50). Oft erzeugt das Cambium gleichzeitig eine ganze Reihe von Siebröhren nebeneinander, dann eine Schicht von Bastparenchym, dann wieder eine Siebröhrenreihe etc. Erscheinen dazwischen Schichten von dickwandigen oder Kristalle führenden Zellen, die beide auf dem Querschnitte leicht kenntlich sind, so lässt sich aus deren Anzahl mitunter das Alter einer vorliegenden Bastpartie bestimmen (s. Fig. 51). So werden von der Linde jährlich zwei Bastfaserschichten gebildet, nur in den beiden ersten Jahren mehr, von der Robinie jährlich 2—3; Kiefern, Lärchen, Fichten und Edeltannen erzeugen in jedem Jahre eine Bastparenchymreihe, nur bei sehr starkem Zuwachs zwei. Besonders regelmässig ist die Anordnung der Bastelemente beim Wachholder, wo zwischen je zwei Bastfaserschichten eine Siebröhrenschicht, dann eine einfache Parenchymschicht, dann wieder eine Siebröhrenschicht folgt und diese Schichtenfolge sich im allgemeinen zweimal im Jahre wiederholt (s. Fig. 52). Andrerseits kommen beim Ahorn auf hundert Jahre oft nur 20—25 Bastfaserschichten.

Nach wenigen Jahren pflegen die Siebröhren ihre Funktion (s. Kap. XIII) einzustellen. Bei den Koniferen, Linden und Robinien sterben sie z. B. schon nach einem Jahre ab und werden dann bis zur Unkenntlichkeit zusammengedrückt.

2. Bau der jungen Rinde.

Die junge Rinde eines wachsenden Triebes besteht aus der Oberhaut, die oft von einem dickwandigen, die Festigkeit des jungen Triebes wesent-

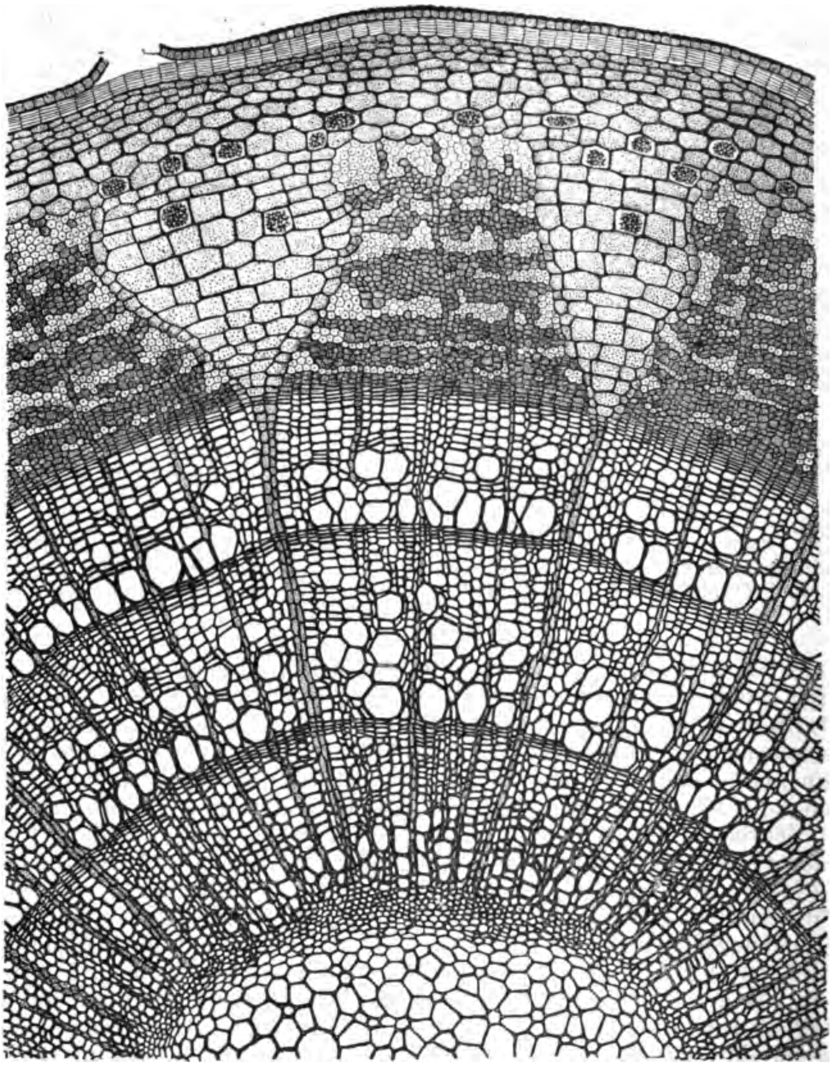


Fig. 51. Teil eines Querschnittes durch einen dreijährigen Lindenzweig. Zuerst das Mark, von welchem aus neben zahlreichen kleineren zwei grössere Markstrahlen durch die drei Jahresringe des Holzkörpers hindurch in die Rinde sich erstrecken. Hier erweitern sich dieselben zu sehr grosszelligen Parenchymmassen, welche nach aussen in das grüne Gewebe der primären Rinde übergehen. Zwischen den erweiterten Markstrahlen weist die sekundäre Rinde wechsellagernde Schichten von Bastfasern (hell gehalten) und Siebröhren mit dem sie begleitenden Parenchym (dunkel gehalten) auf. Den äussersten Teil des Querschnittes bildet die im Aufreissen begriffene Epidermis, unter welcher Korkschichten aufgetreten sind. In dem Parenchym zerstreut Zellen mit vielzackigen Drusen von Kalkoxalat. Nach Kny.

lich fördernden Unterhautgewebe (Collenchym) begleitet wird, einigen Schichten grünen Parenchyms und endlich, dem Cambium angrenzend, mehreren Schichten von Siebröhren mit ihren Geleitzellen und sonstigem Parenchym. Diese Schichten werden durchsetzt von den Markstrahlen, welche als Fortsetzungen des grünen Rindenparenchyms bis zum Cambium und ins Holz hinein angesehen werden können. An ihrer der Sprossoberfläche zugewendeten Seite sind die Siebröhren führenden Gewebsschichten fast stets begleitet von verschiedengestaltigen Bündeln langer Fasern mit sehr dicken, ganz oder teilweise verholzten Wänden. Solche Fasern fehlen an der bezeichneten Stelle nach J. Möller[1]) bei Cupressineen, Abietineen, Taxus, Evonymus sowie wenigen anderen Hölzern und werden bei der Kiefer auch später nicht gebildet. Zum Unterschiede von den faserförmigen Bestandteilen des Holzes werden sie Bastfasern genannt. Sie sind in der That die ersten jener Rindenelemente, die das als Bast bekannte wertvolle Material zum Binden und zur Herstellung von Geweben liefern. Von ihnen aus ist der Name Bast auf die ganze sie selbst und die Siebröhren enthaltende Rindenpartie übertragen worden. Die Fasern werden dann als Hartbast, die Siebröhren mit den Geleitzellen und dem benachbarten Parenchym als Weichbast bezeichnet. Die uns bisher bekannt gewordenen Teile des Sprossinneren wären demnach von aussen nach innen:

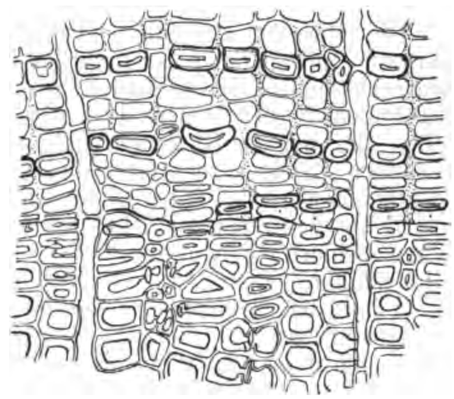


Fig. 52. Teil eines Sprossquerschnitts) vom Wachholder. Durch die Mitte der Figur von rechts nach links geht die Grenze zwischen Holzteil und Siebteil (*Cambiumzellen). Senkrecht dazu, in der Figur von oben nach unten, verlaufen zwei Markstrahlen. Die schwarzumrandeten Elemente im Siebteil sind die Querschnitte der Hartfasern, die zu tangential verlaufenden Reihen angeordnet sind. Nach de Bary.

Epidermis — grünes Rindenparenchym — Hartbast — Weichbast — Cambium — Holzkörper — Mark.

Sie bilden die ursprünglichen, primären Bestandteile des Sprosses. Was zwischen Epidermis und dem jugendlichen, eben in Thätigkeit getretenen Cambium liegt, wird deshalb auch primäre Rinde genannt.

Die Veränderungen, welche die Rinde mit dem beginnenden Dickenwachstum der Triebe erfährt, gruppieren sich wesentlich um zwei Erscheinungen: die Kork- und Borkebildung nach aussen hin und den Zuwachs vom Cambium her. Mit ihnen Hand in Hand gehen anderweite Wachstumsprozesse, aber auch Zusammenpressung ganzer Gewebekomplexe bis zur Unkenntlichkeit. Eine der wichtigsten Quellen für unsere Kenntnisse über den Bau der Baumrinden ist die Anatomie der Baumrinden von Joseph Möller (Berlin, Springer 1882). In diesem reichhaltigen Buche finden sich Beschreibungen von über 600 Baumrinden auf Grund eigener und fremder Untersuchungen. Ihm entnehme ich zum grössten Teil die der folgenden Darstellung zu Grunde liegenden Daten über die weitere

[1]) Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.

Entwickelung und den schliesslichen Zustand der Rinde unserer Waldbäume.

3. Kork und Borke.

Die erste der angeführten sekundären Veränderungen, die Korkbildung, führt zu einem Ersatz der ursprünglichen Oberhaut durch Gewebe, welche ihre schützenden Eigenschaften in erhöhtem Masse besitzen. Sie geschieht gewöhnlich in der Weise, dass die der Oberhaut unmittelbar anliegenden Zellen des grünen Rindenparenchyms sich parallel zur Oberfläche des betreffenden Zweiges zu teilen beginnen. Die nach aussen abgeschiedenen Tochterzellen werden dabei zu Korkzellen, die am weitesten nach dem Zweiginnern hin gelegenen zu Zellen des grünen Rindenparenchyms, und zwischen diesen beiderlei Produkten bleibt eine Zellenzone nach Art des Cambiums teilungsfähig. Man nennt sie Korkcambium. Die Korkzellen sterben bald ab, so dass die Elemente des Korkes, wie die Gefässe und Fasern des Holzes, tote Membranen sind. Sie besitzen aber die Gestalt gewöhnlicher Parenchymzellen und bleiben meistens ohne stärkere Verdickungen. Die physikalischen Eigenschaften dieser Membranen sind ganz die der Cuticula, jenes feinen für Wasser und Wasserdampf so schwer durchlässigen Häutchens, welches als oberflächlichste Schicht die Aussenwände der Epidermiszellen überzieht. Der Inhalt der Korkzellen ist oft Luft, deren Eigenschaft als schlechter Wärmeleiter, wie wir weiter unten sehen werden, nicht bedeutungslos für die Bäume ist.

In der angegebenen Weise dicht unter der Oberhaut entsteht das Korkcambium bei den allermeisten Holzgewächsen (Abies, Betulaceen, Corylaceen, Cupuliferen, Ulmaceen, Platanus, Populus, Sambucus, Viburnum Opulus, Cornus mas, Aesculus u. a.). Bei den Pomaceen, Rosen, anderen Viburnumarten und Weiden wird die Oberhaut selbst zum Korkcambium; tiefer im Innern bildet es sich unter anderen bei Pinus, Larix, Ribes, Robinia, Taxus, Lonicera, Philadelphus, Spiraea. Die Korkbildung kann schon sehr frühzeitig beginnen. So ist bei der Rotbuche schon an den älteren Teilen heuriger Triebe unter der dabei absterbenden Epidermis ein Korkmantel entwickelt. Bei so frühzeitiger Korkbildung erfolgt dieselbe meistens rings um den jungen Trieb ungefähr gleichzeitig, was nicht der Fall ist, wenn die Oberhaut mehrere Vegetationsperioden überdauert, wie bei Taxus, Pfaffenhütchen, Osterluzei, dem eschenblättrigen Ahorn (*Acer negundo*) u. a. Wie besonders bei dem Pfaffenhütchen deutlich zu sehen ist, beginnt hier die Korkbildung an zerstreuten Stellen, von welchen aus sie nach verschiedenen Seiten vorschreitet, um, oft erst nach Jahren, die Zweige vollständig zu bedecken. Bei der Buche, Hainbuche, Hasel, Berberitze bleibt das dicht unter der Oberhaut entstandene Korkcambium viele Jahre hindurch thätig, indem es der mit dem Dickenwachstum fortschreitenden Oberflächenzunahme der Aeste und Stämme seinerseits durch Ausdehnung unter Wachstum und Zellteilung folgt. Die Oberhaut und weiterhin immer die äussersten Korkzellen schülfern unmerklich ab und gehen so verloren, während das Korkcambium für entsprechenden Ersatz sorgt. Auf diese Weise entstehen die glatten, nicht rissigen, verhältnismässig dünnen Rinden der genannten Bäume. Bei der Birke erreicht der Kork nur eine Dicke von 3—4 mm und zerfällt in 20—30 dünne, leicht von einander trennbare Lamellen, deren jede innen aus wenigen Lagen derbwandiger, flacher, leerer oder mit braunen Inhaltsresten erfüllter, nach aussen aus dünnwandigen, weniger flachen Korkzellen besteht, von welchen die letzteren vermöge ihrer

leicht zerreissbaren Wände die Ursache der blätterigen Spaltbarkeit der Birkenrinde darstellen. Sie sind es auch, welche das Betulin oder den Betulakampfer enthalten, eine brennbare, weisse Substanz ohne Geruch und Geschmack, welche beim Erhitzen aus der Birkenrinde ausschwitzt und ihr mit kochendem Weingeist entzogen werden kann. Sie schmilzt bei 258° und besteht aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff ($C_{36}H_{60}O_3$. Zweisäuriger Alkohol.) Nach Ebermayer bedingt das Betulin die weisse Farbe der Birkenrinde. Nach Ebermayers Meinung bildet es ein ausgezeichnetes Schutzmittel der Birke gegen die Angriffe von Parasiten und die Ansiedelung von Flechten und Moosen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die verhältnissmässige Reinheit der Birkenrinde mit dem Betulingehalt zusammenhängt; wirksamer aber ist vielleicht noch der Umstand, dass ihre äusseren Schichten in fortwährender Ablösung begriffen sind und so viele Ansiedler beseitigt werden, ehe sie zu rechtem Gedeihen gelangen. Die experimentelle Behandlung dieser Fragen steht noch aus. Bekanntlich enthält die Birkenrinde auch Gerbstoff, der mit dem Betulin und der Konsistenz der Korkschichten zusammen es wohl erklärlich machen würde, dass die Birke von Tieren weniger beschädigt wird als andere Laubhölzer. Bemerkt sei noch, dass neben den weissen Korkschichten in der Birkenrinde auch schwarzbraune Borkeschuppen sich bilden, deren Entstehung sich von der anderer, weiter unten zu besprechender Borkenschuppen nicht unterscheidet. Am Fusse der Birken findet vom fünften bis sechsten Lebensjahre an reguläre Borkenbildung statt, die aber selten über vier Meter hoch am Stamme hinaufreicht.

Wird das Korkcambium tiefer in der Rinde angelegt, so pflegt seine Thätigkeit bald, oft schon im Jahre nach seiner Entstehung, aufzuhören. Es wird dann durch immer neue, noch weiter von der Baumoberfläche entfernte, sekundäre Korkcambien ersetzt. Diese inneren Korkcambien können tief in den Bast hineinschneiden und wechselnd gestaltete, Bastfasern, Siebröhren, Geleitzellen etc. enthaltende Gewebepartieen des Zusammenhangs mit anderen lebenden Rindenelementen berauben. Solche Gewebemassen fallen unrettbar dem Tode anheim und bilden dann zusammen mit den Korkschichten, durch welche sie abgeschnitten wurden, die Borke. Greifen die inneren Korkcambien mantelförmig um die Sprosse herum, so entsteht Ringelborke, wie wir sie bei der Weinrebe, Heckenkirsche (*Lonicera*) und dem Pfeifenstrauch (*Philadelphus coronarius*) antreffen. In anderen Fällen bildet sich die Borke in äusserst mannigfaltigen Gestalten aus, unter welchen etwa noch längsrissige Borken, wie bei der Esche und dem Spitzahorn, Tafelborke bei der Platane und endlich noch die allerverschiedensten Schuppenborken, (Feldahorn, Bergahorn, Rosskastanie, Fichte) unterschieden werden können. Lange bekannt, aber immer wieder als auffallende Erscheinung von neuem untersucht, ist die Borke, welche Buchenstämme erzeugen können. Ihre Bildung beginnt mit dem Auftreten isolierter Höcker, die anfänglich noch von der gewöhnlichen Aussenrinde überzogen sind. Bald aber reisst die letztere, während die Höcker unter steter Verbreiterung ihrer Basis weiter wachsen und schliesslich zu einer sehr rauhen, harten Borke miteinander verschmelzen.

Die Härte einer Borke oder eines Korkes hängt von der Ausbildung der Zellwände ihrer Elemente ab. Sind die letzteren aus dünnwandigen weitlumigen Zellen entstanden, so bilden sie Schwammkork, wie wir ihn bei der Feldulme, der Robinie und dem Pfaffenhütchen vorfinden. Auch der Kork von *Quercus suber L.* (Korkeiche) und *Quercus occidentalis Gay.*, dem wir die Flaschenkorke verdanken, gehört hierher. Die normale Korkrinde dieser Bäume, welche in Spanien, Südfrankreich und Algerien ausgebeutet

werden, ist wertlos. Werden sie aber — was vom zehnten bis funfzehnten Jahre an geschieht — oberflächlich geschält, so entsteht in dem grünen Rindenparenchym ein neues Korkcambium, welches den brauchbaren weichen Kork erzeugt. Diesen nimmt man nach 8—12 Jahren, während welcher Zeit er eine Dicke von mehreren Centimetern erreicht, wieder ab, worauf abermals Neubildung eintritt. Auf ähnliche Weise wird in Nordrussland die Birke auf ihre weissen Korkhäute genutzt.[1]) Eine Anregung zu ähnlicher Ausbeutung unseres Feldahorns und der Feldulme[2]) — *Ulmus suberosa* Ehrh., Korkulme, wird nicht mehr als besondere Art angesehen — scheint keinen Erfolg gehabt zu haben. Mit dem Namen Steinborke belegt man Borkenbildungen, welche infolge grosser Wandstärke ihrer Elemente hohe Härte besitzen. Wechseln in der Borke dünnwandige Schichten mit dickwandigen, so kann durch Zerreissung der ersteren Abschuppung erfolgen. Die Eigenart dieser Abschuppungsvorgänge bei der Kiefer erklärt uns die Verschiedenheiten im Aussehen der oberen und unteren Stammteile dieser Bäume. Die ersteren erscheinen bekanntlich samt den Aesten rötlichbraun, während die letzteren mehr graubraune Farbentöne aufweisen. Es rührt dies daher, dass an den jüngeren Teilen der Kiefern die Abschuppung rascher erfolgt als an den älteren. Während dort stets neue Schuppen mit frischer Oberfläche vorhanden sind, hat hier jede Schuppe Zeit, sich unter dem Einfluss des Wetters und auf ihr sich ansiedelnder Gäste zu verfärben. Borkenschuppen, welche wechselnde Lagen zartwandiger und dickwandiger oder farbloser und durch Inhaltsmassen gefärbter Elemente enthalten, erscheinen oft geschichtet; doch braucht eine solche Schichtung nicht wie die Jahresringe an den Wechsel zwischen Sommer und Winter gebunden zu sein.

Auf die Bedeutung der beschriebenen Kork- und Borke-Bildungen für den Haushalt der Bäume wurde andeutungsweise bereits hingewiesen. Eine gefürchtete Erscheinung, namentlich bei Buchen und Fichten, dann auch bei Hainbuchen, Eichen und Ahorn ist der Rindenbrand. Er tritt nicht selten auf an Bäumen, welche, im Schlusse erwachsen, plötzlich freigestellt werden, und besteht darin, dass an der von der Sonne am stärksten getroffenen Seite des Stammes die Rinde eintrocknet oder auch aufreisst und abblättert. Werden die geschädigten Bäume weggenommen, so setzt sich die Erscheinung an den nun der Sonne ausgesetzten Hinterstämmen fort und kann sich so tief in einen Bestand einfressen. Es ist noch nicht endgültig ausgemacht, ob zu starke Erwärmung des Cambiums im Sommer oder zu frühes Erwachen desselben im Frühling bei nachherigen Spätfrösten sein Absterben und nachfolgendes Eintrocknen hervorrufen. Jedenfalls wird der Rindenbrand durch alles das verhindert, was das Eindringen der Sonnenwärme ins Stamminnere verlangsamt, und unter solchen Faktoren ist in erster Linie eine starke Kork- oder Borkenbildung zu nennen. Interessant ist von diesem Gesichtspunkte aus ein gewisser Zusammenhang zwischen der Oberflächenbeschaffenheit und dem Lichtstandsbedürfnis der Bäume. Arten, welche lichten Stand lieben, wie Eiche, Robinie, Kiefer, Lärche sind durch besonders starke Borke gegen rasche Erwärmung des Stamminneren geschützt. Bei der ebenfalls lichten Stand liebenden Birke ist derselbe Effekt erreicht durch die weisse, der Wärmeabsorption ungünstige Färbung nebst dem Betulin- und Luftgehalt der Korkschichten. Auch der Tropen-

---

[1]) v. Merklin. Mélanges biolog. de l'Acad. de St. Pétersburg IV, 1864 p. 361. cit. bei de Bary. Vergl. Anatomie 1877 p. 573.

[2]) Wessely. Offic. österr. Bericht über die Pariser Ausstellung 1867. V. cit. bei Wiesner Rohstoffe des Pflanzenreichs. Leipzig 1873 p. 475.

sonne ausgesetzte Bäume (Eucalyptus) sind oft durch helle glänzende Rinde ausgezeichnet. Buchen und Fichten stehen gerne so dicht, dass ihre Stämme durch die Kronen beschattet sind, und wenn sie im Freistand erwachsen, so übernehmen die bis weit herab reichenden Zweige, bei der Buche auch die den schlafenden Knospen entsprossenden Triebe, den Stammschutz. Sie bedürfen daher des Wärmeschutzes einer besonders starken Borke unter normalen Verhältnissen nicht. Uebrigens soll eine in Dunkelstellung entwickelte Rinde empfindlicher sein als eine im Lichte erwachsene und bei allmählicher Freistellung eine Gewöhnung der ersteren an die Sonnenwirkung stattfinden. Die gewöhnlich dunkle Färbung und die Borkenlosigkeit jüngerer Zweige auch bei der Birke widerspricht dem Gesagten nicht, denn für solche Zweige macht in allen Fällen die Beschattung durch die Blätter jeden anderen Wärmeschutz überflüssig. Im Gegenteil ist man versucht, gerade in ihrer dunklen Farbe eine Anpassung an die Wärmeverhältnisse in anderer Richtung zu erblicken. Sie erwärmen sich infolge dieser Färbung unter dem Einflusse der Frühlingssonne rascher und höher als sie bei heller Farbe thun würden und dies wird ihnen von Vorteil sein, sobald die Zeit kommt, in welcher ihre inneren Eigenschaften ihnen das Austreiben gestatten, zumal die Birke ganz unempfindlich gegen Frost ist. Beispiele für die Wirksamkeit der Borke gegenüber Spätfrösten führt Robert Hartig [1]) an. Er fand in den jüngeren Teilen der Kiefern Spätfrostringe, welche den sechsjährigen und älteren Stammteilen fehlten, da deren stärkere Borke das Vordringen der kurzen Kälte bis zum Cambium verhinderte. Lärchen verhielten sich den Kiefern ähnlich. Bei ihnen gingen die Frostringe sogar nicht über das vierte Jahr hinaus. Bei der dünnrindigen Fichte dagegen reichte die Frostringbildung bis in den zehn- bis zwölfjährigen Stammteil hinab und Hartig zählte an einem ca. fünfzehnjährigen Abschnitte nicht weniger als 10 Frostringe.

4. Die Mittelrinde.

Die Veränderungen, welche die nach Abzug der Kork- und Borkebildungen übrig bleibenden Teile der ursprünglichen Rinde erfahren, laufen auf eine weitgehende Arbeitsteilung unter den anfänglich gleichartigen Parenchymzellen hinaus. Ein Teil derselben behält sein Chlorophyll bei und beteiligt sich an der Erzeugung der Nährstoffe, deren das Korkcambium zu seiner Bildungsthätigkeit bedarf. Andere aber gehen unter Verholzung und starker Verdickung der Membranen ihrer Protoplasten verlustig und sind fortan an den Lebensvorgängen im Baume nicht mehr beteiligt. Diese, am besten Hartzellen oder Steinzellen genannten Elemente können mit den Bastfasern zusammen oder für sich wahre hölzerne Mauern in der jungen Rinde bilden, die zur Unterstützung des schützenden Korks die zarten, Siebröhren führenden Gewebepartieen noch mit einem zweiten Walle umgeben. Auf Querschnitten der betreffenden Sprosse erscheinen solche Mauern als Ringe, die bei Zusammensetzung aus Bastfasern und Steinzellen als gemischte Sklerenchymringe bezeichnet werden. Sie finden sich z. B. in der jungen Rinde der Birken, Haseln, Buchen und Verwandten, also bei den meisten unserer Waldbäume, und bei den Rosskastanien. Manchmal bleiben sie jahrelang erhalten; sie können aber auch von Rindenparenchym, dass sich zwischen ihre harten Elemente eindrängt, durch-

[1]) Doppelringe als Folge von Spätfrost. Forstl. naturw. Ztschr. 1895. 1.

brochen werden. Dann weisen jene Rinden nur noch vereinzelte Steinzellgruppen und Faserbündel auf, die aber immer noch im Querschnitt kreisförmig angeordnet sein können. Ganz unregelmässig angeordnete Steinzellgruppen finden sich z. B. im primären Rindenparenchym der Abietineen ausser der Kiefer, welche aber in der Borke Steinzellen führt, der Esche, des spanischen Flieders (Syringa) und des Liguster. Wo, wie bei dem Wachholder, den Ulmen und Linden Steinzellen in der ursprünglichen Rinde nicht vorhanden sind, werden solche durch Bastfasern oder ein starkes Unterhautgewebe ersetzt. Alle diese starkwandigen harten Gebilde werden gewöhnlich als „Festigungseinrichtungen“ oder als „Versteifungseinrichtungen“ betrachtet, und die Bastfasern sowie jene geschlossenen Hartzellmauern werden in ganz jungen sonst noch weichen Sprossen in dieser Richtung thatsächlich nützlich sein. Zerstreute Hartzellgruppen aber können hierin nichts leisten; ja sie sind etwa mit dem Dickenwachstum verbundenen Druckwirkungen gegenüber eher schädlich, da sie die Zusammenpressung der lebenden Zellen noch begünstigen müssen. Nützlich dagegen werden sie sich, ebenso wie die Sklerenchymringe, gegen tierische Gäste erweisen, indem sie die Angriffe kleiner Tiere für die tieferen Schichten der Rinde unschädlich machen, diejenigen grösserer wenigstens in ihren Fortschritten hemmen, wenn nicht ein alle Hindernisse besiegender Notstand die Tiere zu aussergewöhnlichen Anstrengungen zwingt.

5. Die sekundäre Rinde oder Innenrinde.

Den vom Cambium her gebildeten Zuwachs der Rinde bezeichnen wir als sekundäre oder Innenrinde. Wenn Borkenbildung eintritt, kann die ganze ursprüngliche Rinde schliesslich in diese einbezogen und nach und nach durch die immer tiefer einschneidenden Korkcambien beseitigt werden. Dann finden wir zwischen Borke und Cambium nur sekundäre Rinde. Wo tiefer gehende Borkenbildung unterbleibt und nur oberflächliche Korkcambien dauernd thätig sind, wie bei der Rotbuche, haben wir die im Abschnitt 4 besprochenen Elemente als Mittelrinde von jenem Zuwachs zu unterscheiden. Die typischen Elementarbestandteile der secundären Rinde sind Parenchym, Siebröhren mit ihren Geleitzellen und Bastfasern, die, wie unter 1 bereits näher beschrieben, in wechselnder Weise angeordnet erscheinen. Bei Tanne, Fichte, Lärche, Birke, Rotbuche, Platane u. a. finden wir die Bastfasern in der secundären Rinde durch Steinzellen ersetzt, während Wachholder, Taxus, Ulme, Holunder, Linde daselbst nur Bastfasern, aber keine Steinzellen besitzen, bei den Haseln, Eichen, Weiden, Ahornarten u. a. aber beides vorhanden ist. Praktisches Interesse bieten die Bastfasern der Linde. Sie besitzen eine Länge von 0,875 bis 1,255 mm, bei einer grössten Breite von 0,031 bis 0,25 mm, und kommen, nach Messungen, die allerdings mit den Bastfasern anderer Pflanzen angestellt wurden, im Tragvermögen Metallen wie Schmiedeeisen und Stahl gleich, die sie aber an Dehnbarkeit übertreffen.

Einige Worte erfordert noch das Verhalten der Markstrahlen in der Rinde. Schon bei Betrachtung mit blossem Auge oder der Lupe ist die Verbreiterung auffällig, welche sie oft nach der Aussenseite der Rinde hin erfahren. So z. B. an den primären Markstrahlen der Linde (s. Fig. 51 auf p. 82) und der Hasel. Ferner ist bemerkenswert, dass die Markstrahlzellen, namentlich wenn sie zwischen Hartzellgruppen hindurchziehen, ebenfalls zu Hartzellen werden können. Der bekannteste Fall dieser Art sind

die nach dem Holze hin vorspringenden harten Kämme der Rotbuchenrinde, welche aus Markstrahlteilen bestehen, deren Elemente zu Steinzellen geworden sind. Stets dünnwandig bleiben z. B. die Rindenmarkstrahlen der Koniferen, Ulmen, Weiden und Pfaffenhütchen.

6. Inhaltsstoffe der Rindenzellen.

Der Wert der meisten nutzbaren Baumrinden beruht auf ihrem Gehalt an Substanzen von geschätzten chemischen Eigenschaften. Solche fehlen auch den Rinden unserer Bäume nicht, wenngleich sie an Mannigfaltigkeit und Ergiebigkeit hinter den Erzeugnissen günstigerer Klimate zurückbleiben. Es sind diese Stoffe zum Teil im Zellsaft lebender Rindenzellen gelöst, zum Teil in Behältern angehäuft, welche keinen Protoplasten mehr besitzen. In erster Linie sind hier die Gerbstoffe zu nennen, welche wohl wenig Rinden ganz fehlen, in nutzbarer Menge aber nur in wenigen unserer Bäume vorkommen. Nach einer Zusammenstellung von Schwackhöfer in Loreys Handbuch der Forstwissenschaft (I, 2, 381) enthält Stieleichenrinde 10—15%, Fichtenrinde 5—15%, Lärchenrinde 8—16%, Tannenrinde 4—8%, Birkenrinde 2—6%, Weidenrinde 8% Gerbstoff. In der Ulmenrinde sind 3—4%, in junger Rosskastanienrinde ca. 2%, in Buchenrinde ebenfalls etwa 2% Gerbstoff gefunden.[1]) In der Eichenrinde werden bis zu 20% Gerbstoff angegeben, doch ändert der Gehalt sich, wie bei den anderen Rinden, mit dem Alter und den Standortsverhältnissen. Alle die genannten Rinden finden zum Gerben Anwendung, bei uns aber wohl nur Eiche, Fichte und Weide. Die Leistung, welche den Gerbstoffen im Haushalte der Pflanzen zukommt, ist noch nicht völlig aufgeklärt. Das aber weiss man, dass sie bei der Erzeugung der braunroten Rindenfarbstoffe (Phlobaphene) eine Rolle spielen und dass sie manche Tiere durch ihren bitteren Geschmack vom Genusse vieler Pflanzenteile zurückhalten.[2]) Ohne ihnen noch anderweitige Funktionen im Stoffwechsel absprechen zu wollen, dürfen wir sie dieser letzteren Leistung halber als Schutzstoffe der Rinde bezeichnen. Unter denselben Begriff fallen jedenfalls alle die anderen durch besondere physiologische Wirkungen ausgezeichneten Rindenstoffe. So das giftige Alkaloid des Taxus, Taxin, das schon in kleinen Mengen Katzen und Hunde tötet, die ebenfalls giftigen Oele des Wachholders und des Sadebaums. Auch die fluorescierenden Glykoside der Rosskastanien- (Aesculin) und Eschenrinde (Fraxin), das Salicin der Weiden und Pappeln, das aus den jungen Sprossen des Spitzahorns beim Anschneiden als Milchsaft austretende Exkret und viele andere Rindenstoffe würden bei Untersuchung unter obigem Gesichtspunkte vielleicht ein positives Resultat ergeben. Das Ahornexkret findet sich in etwa 1 Millimeter langen, vertikal aneinander gereihten Zellräumen zwischen den Siebröhren und den benachbarten Bastfaserbündeln. Bei dem Spitzahorn sind sie am grössten und zahlreichsten und bleiben etwa 10 Jahre lang mit Saft erfüllt. Die hier vertretene, namentlich von Stahl an anderen Fällen ausgearbeitete und experimentell begründete Anschauung findet eine wesentliche Stütze darin, dass die genannten Stoffe und andere notorische Schutzmittel gegen tierische Angriffe sich gewissermassen vertreten. So fehlen der Lindenrinde Gifte; sie besitzt aber wie die Ulme Schleimzellen, deren Inhalt, wie Stahl nach-

---

[1]) Fischer, Handbuch der chemischen Technologie. Leipzig 1893. v. Höhnel. Die Gerbrinden. Berlin 1880.

[2]) Stahl. Pflanzen und Schnecken. Jena.

gewiesen hat, gegen Schnecken z. B. ein gutes Schutzmittel bildet. Eine ähnliche Rolle wie den Steinzellen kommt einem in den Rinden sehr verbreiteten festen Körper, dem Calciumoxalat, zu. Diese Verbindung tritt in Gestalt von Einzelkristallen (Pinus, Acer), Kristalldrusen (Lonicera, Viburnum, Tiliaceen), Einzelkristallen und Drusen (Betulaceen, Corylaceen, Ulmaceen, Platanus, Salicineen), als Kristallsand (Cupressineen, Sambucus) oder Kristallnadeln (Fraxinus, Tulpenbaum), als Einzelkristalle, namentlich in der Nachbarschaft der Hartzellen, auf und ist für jedes die Rinden angreifende Tier mindestens eine unangenehme Beigabe (s. auch Kap. XII, 3). Für die Oxalatnadeln speziell, die sogenannten Raphiden, ist wiederum durch STAHL mit absoluter Sicherheit eine kräftige Schutzwirkung gegenüber den Schnecken nachgewiesen worden.

Zwar nicht auf die Rinde beschränkt, aber ihren Leistungen nach zu den hier behandelten Stoffen gehörig sind die Harze der Koniferen, über deren Vorkommen ich an der Hand einer 1894 erschienenen Arbeit von H. MAYR[1]) einige genauere Angaben machen will. Die Harze stellen Gemenge stickstofffreier, aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff zusammengesetzter Körper dar, welche in Terpentinöl zu einer flüssigen Masse gelöst sind, die an der Luft unter Sauerstoffaufnahme und Verlust des flüchtigen Terpentinöls erhärtet. Das Harz der Tanne ist am flüssigsten, dann das der Kiefer und am wenigsten das der Lärche. Nach MAYR bildet sich das Harz nur im Inneren lebender Zellen und so findet es sich auch in Gestalt kleiner Tröpfchen in sämtlichen Parenchymzellen des Holzes und in den „Querparenchymzellen" der Rinde der Abietineen, d. h. in den Zellen der Holz- und Rindenmarkstrahlen, ferner tritt es auf in den vom Korkcambium nach dem Bauminneren hin erzeugten lebenden Rindenzellen, dem Parenchym der Kiefernadeln und den Schliesszellen ihrer Spaltöffnungen, während alle sonstigen Oberhautzellen von Harz frei bleiben. Aus den lebenden Zellen kann das Harz in äusserst kleinen Teilchen durch die feste Zellwand hindurch in Zwischenzellräume heraustreten, solange jene noch im Wachsen begriffen ist. In den harzführenden Haaren der jüngsten Triebe der Koniferen sammelt es sich sogar in der Zellwand selbst dicht unter der ihre äusserste Schicht bildenden Cuticula an. Die Unterschiede im Harzgehalt der verschiedenen Koniferengattungen und -Arten beruhen auf der Zahl und Grösse ihrer Harzkanäle. Es sind dies zwischen den Zellen verlaufende, durch Auseinanderweichen benachbarter Zellen entstandene Hohlräume, welche schon während ihrer Bildung von jenen Zellen her mit Harz erfüllt werden. Bezüglich der Anordnung dieser Harzkanäle unterscheidet MAYR ein äusseres und ein inneres Kanalsystem. Das erstere verläuft in der ursprünglichen Rinde der jungen Sprosse, wo z. B. bei der Fichte im Querschnitte eines kräftigen Jahrestriebs über hundert Harzkanäle gezählt werden können. Alle diese Kanäle gehen mit der Borkenbildung verloren. So ist z. B. bei freistehenden, rasch Borke bildenden Fichten, im Querschnitt des 3jährigen Stammes keiner jener äusseren Harzgänge mehr thätig. An unterdrückten Stämmen mit sehr kleinem Querschnitte erhalten sich dieselben auf der Nordseite bis zum 60. Lebensjahre; bei der Tanne werden sie erst vom 80. Jahre an durch die Borkenbildung abgeschnitten. Das äussere Kanalsystem der Lärche besteht nur aus kurzen Kanälen, die an den Langtrieben schon wenige Wochen nach ihrer Entstehung in die Borke geraten, an Kurztrieben aber mehrere Jahre erhalten bleiben. Die bekannten Harzbeulen der Balsamtanne, Douglastanne und anderer entstehen durch Häufung harzbildender Zellen und ihrer

[1]) Das Harz der Nadelhölzer. Berlin. 1894.

Absonderung an einzelnen Stellen der Harzkanäle. Sie können während des Dickenwachstums den Zusammenhang mit den Kanälen verlieren und selbständig weiter wachsen.

Das innere Harzkanalsystem verläuft zwischen den Produkten des Cambiums. Vertikale Gänge durchziehen das Holz, horizontale erstrecken sich, von jenen ausgehend, mit und in den Markstrahlen vom Holz in die Rinde, ohne aber hier in Verbindung mit dem äusseren Harzgangsystem zu treten. Die vertikalen Gänge eines und desselben Jahresrings können seitlich miteinander in Verbindung stehen, die verschiedener Jahresringe nicht. Ihre Zahl wechselt sehr. Mayr gibt für den Querschnitt einer zehnjährigen Fichte z. B. 804 vertikale Harzgänge an, für eine erwachsene in der Mitte des Schaftes aber deren 44000. Keiner dieser Gänge verläuft von der Spitze des Baumes bis zur Wurzel, sondern ihre Länge beträgt z. B. bei der Fichte in der unteren Stammhälfte 70 cm, in der oberen 40 cm, bei der Lärche in den entsprechenden Stammteilen sogar nur 30 cm und 15 cm.

Den Tannen und Tsugen fehlen im Holze die normalen vertikalen Harzgänge vollständig und man kann hierdurch Querschnitte ihres Holzes von dem der Fichten, Kiefern, Lärchen und Douglastannen leicht unterscheiden. Das Harz jener beiden Hölzer findet sich imInnnern parenchymatischer Elemente. Auch dem Holze des gemeinen und virginischen Wachholders, des gemeinen Lebensbaumes und Lawsons Cypresse (*Chamaecyparis Lawsoniana*) fehlen die Harzkanäle.

Mehr abnormer Art sind die Harzgallen und Harzrisse. Die ersteren entstehen durch Eintreten von Harz aus den horizontalen Kanälen in das Cambium zur Zeit seiner Thätigkeit. Sie erhalten sich im Holze und können eine Entwertung desselben herbeiführen. Die Harzrisse sind feine vom Mark ausgehende, bei der Lärche und Douglastanne mit Harz erfüllte Risse im Kernholz der Baumbasis, die beim Fällen sichtbar werden, wahrscheinlich aber schon in früherem Alter des Baumes entstanden sind. Diese Risse werden bei der Gewinnung des Lärchenharzes angebohrt und liefern bis zu 30 Jahren lang Erträge von 120—180 g Harz pro Stamm und Jahr [1]. Eine Vorstellung von der Menge des in einem Baume enthaltenen Harzes mögen folgende Zahlen geben. In einem Kubikmeter Splintholz fand Mayr bei der Kiefer 22,2 l (= 22,1 Kilo) Harz, bei der Lärche 18.1 l, (= 18,3 Kilo) bei der Fichte 9,3 l (= 9,4 Kilo) und der Tanne 3,3 l (= 3,2 Kilo) Harz. Bei der Harzgewinnung wird natürlich nur ein Teil dieser Harzmengen erhalten. Nach Hempel und Wilhelm [2]) ist unter allen europäischen Holzarten die Schwarzkiefer der ergiebigste Harzbaum. Ein starker Stamm gibt durchschnittlich 3,8 Kilo pro Jahr, während Fichten im Mittel nur 0,5 Kilo Scharrharz und 0,6 Kilo Rinnharz jährlich liefern. Das Harz entfliesst jeder Wunde leicht, da es in den Kanälen unter einem starken Drucke steht und bei Fichte, Kiefer und Lärche auf einem Quadratcentimeter Aussenfläche des äussersten Jahresringes durchschnittlich über 60 Horizontalkanäle ausmünden. Im Winter sind die letzteren durch das Cambium verschlossen, in ähnlicher Weise wie sie durch Zellwucherungen (Thyllen) verschlossen werden, wenn während der Borkenbildung ein Korkcambium sie anschneidet.

Bezüglich des Harzreichtums der einzelnen Regionen des Baumes sei mitgeteilt, dass der harzreichste Teil das Wurzelholz, der harzärmste das

---

[1]) Exner, l. c.
[2]) Die Bäume und Sträucher des Waldes. In botan. und forstwirtschaftl. Beziehung geschildert. Wien.

Holz des astlosen Schaftes ist. Die Südhälfte des Schaftes soll harzreicher sein als die Nordhälfte, wie auch auf warmen Standorten mehr Harz erzeugt wird als auf kalten. Im Ast- und Wurzelholz ist die Oberseite harzreicher als die Unterseite. Die jährlich entstehende Harzmenge steigt mit dem Baumalter, so dass der innere Kern harzärmer ist als der äussere. Die Anreicherung des Kernes an Harz besteht nach Mayr darin, dass die bereits im Splinte vorhandene Menge dünnflüssigen Harzes bei der Verkernung allmählich und sehr langsam und in sehr geringem Masse zu festem Harze erstarrt. An festem Harze also ist der Kern stets reicher als der Splint. Die Neubildung von Harz aber ist mit dem Beginn der Verkernung abgeschlossen.

Die Bedeutung des Harzes im Leben der Bäume ist die eines Schutzstoffes. Das Material zu seiner Bildung müssen in letzter Instanz die Kohlehydrate liefern, aber seine näheren Vorläufer sind nach Löws Ausführungen[3]) noch unbekannt. Die Schutzwirkung des festen Harzes erstreckt sich besonders auf Pilze und Bakterien, welchen gegenüber es als ausgezeichnetes Verschlussmittel von Wunden auftritt. Flüssiges Harz wehrt Insekten erfolgreich ab, indem es bei unvorsichtiger Verletzung eines Harzganges unter Druck ausströmt, die Angreifer einhüllt und tötet. Andererseits freilich ist, wie Mayr angibt, für viele Wicklerraupen der Harzausfluss von Nutzen, da sie aus Harz ihre schützenden Wohnungen bauen. Wenn trotz des Harzschutzes die harzreiche Kiefer mehr von Insekten zu leiden hat als jede andere Holzart, so beweist dies natürlich nicht, dass jener Schutz ihr nichts nütze, sondern höchstens, dass sie ohne ihn noch viel mehr Feinden ausgesetzt, ja vielleicht unserer Tierwelt gegenüber gar nicht existenzfähig sein würde. Sehr interessant ist, dass die einzige harzlose Konifere, der Taxus, in dem giftigen Taxin ein anderes Schutzmittel besitzt, da diese Stellvertretung der beiden Substanzen die Auffassung des Harzes als Schutzmittel stützt.

7. Die Lenticellen.

Eine naheliegende Frage ist es, wie nach Ersatz der Epidermis mit ihren Spaltöffnungen durch Kork und Borke die Durchlüftung des Bauminneren sich vollzieht. Dass eine solche stattfinden muss, ist zweifellos, denn es gibt bei den höheren Pflanzen keine Zelle, welche der Atmung entbehren könnte. Die Verbindung der Luftgänge, welche die lebenden Elemente des Baumes begleiten, mit der Aussenluft geschieht durch die Rindenhöckerchen oder Lenticellen. Es sind dies die meist hell gefärbten Pünktchen oder kurzen Querstreifen auf den Rinden, welche namentlich an jüngeren Zweigen manchmal gute Kennzeichen für das Bestimmen einer Art abgeben. Sie bestehen aus Haufen bald enger, bald lockerer miteinander verbundener rundlicher Zellen, welche über die Rinde gleichsam hervorquellen und von zahlreichen Luftgängen durchzogen sind. In vielen Fällen (Ulmus, Robinia, Alnus, Betula, Sorbus, Prunus, Aesculus u. a.) unterbrechen den lockeren Zellenhaufen festere Zwischenstreifen, welche während seines Wachstums von Zeit zu Zeit gesprengt und durch neue ersetzt werden. Die Bildung der Lenticellen geht aus von Teilen des Korkcambiums. Wo sie fehlen, wie bei dem Geissblatt (*Lonicera periclymenum*), der Waldrebe (*Clematis vitalba*), *Philadelphus coronarius* und *Vitis*, wird die Durchlüftung des Baumkörpers

[1]) In Mayr, Harz der Nadelhölzer.

durch Markstrahlen vermittelt, welche die Rinde bis zu ihrer Oberfläche durchsetzen und so durch ihre Luftgänge die Kommunikation zwischen Atmosphäre und Bauminnerem unterhalten.[1])

Kapitel VII.

Der Jahresring.

1. Einfache, doppelte, fehlende Jahresringe.

Jeder kennt die ringförmigen Zeichnungen auf der Querschnittsfläche abgehauener Baumstämme, aber wenigen nur kommt bei deren Betrachtung die Summe von wissenschaftlicher Arbeit zum Bewusstsein, welche auf die Erklärung dieser Erscheinung verwandt worden ist, ohne doch bisher zu einem allseitig befriedigenden Resultate geführt zu haben.

Jene Zeichnungen sind der Ausdruck periodischer Schwankungen in der Ausbildungsweise des Holzkörpers der Bäume, welche in den meisten Fällen sich decken mit dem Wechsel der Vegetationsperioden. Die Elemente des zu Beginn der Wachstumsthätigkeit gebildeten Holzes sind anders beschaffen als die des späterhin entstehenden und die zwischen dem letzten Holze einer Periode und dem ersten der folgenden auftretenden Unterschiede sind bei den meisten Hölzern so gross, dass sie schon dem unbewaffneten Auge sich bemerklich machen.

Gewöhnlich werden jene Zeichnungen Jahresringe genannt, und in der That umfasst ein Ring so gewöhnlich die Holzproduktion eines Jahres, dass es Sitte geworden ist, das Alter eines Baumes nach der Anzahl solcher Ringe auf seinem Querschnitt zu bestimmen. Indessen sind die Fälle nicht ganz selten, in welchen während eines Jahres mehrere Ringe entstehen, und andrerseits kommt es z. B. an den niederen und mittleren Partieen des Stammes, sowie an den unteren Zweigen in ungünstigen Vegetationsverhältnissen befindlicher Bäume vor, dass Jahre lang kein Holzring gebildet wird. So auch reicht nach NÖRDLINGER das kümmerlich erzeugte Holz verschnittener Hecken oder Gartenstämmchen nicht selten kaum oder gar nicht bis zum Fusse des Gewächses herab und lange seitenzweiglose Aeste von Schlangenfichten wiesen bei einer Zusammensetzung aus 13 langen Jahrestrieben an ihrem Grunde innen nur 8 Ringe auf. Die Bildung zweier Jahresringe[2]) in einem Jahre steht gewöhnlich mit zweimaliger Belaubung im Zusammenhang. Sie ist z. B. an Linden und Rosskastanien beobachtet, welche, nachdem sie im August das Laub abgeworfen, im September wieder frisches

---

[1]) KLEBAHN, Ber. d. deutschen bot. Ges. I. 1883.

[2]) Ueber Doppelringe vgl. JOST, bot. Ztg. 1891, 608. KNY, Verh. des bot. Vereins d. Provinz Brandenburg 1879. DE BARY, vergl. Anatomie. 1877, 529. STASBURGER, Leitungsbahnen 1891. WILHELM, Ber. d. d. bot. Ges. I. 1883. R. HARTIG, Forstlich-naturw. Ztschr. IV, 1895.

Grün und vereinzelte Blüten entwickelt hatten. An der Eberesche, der Stieleiche und der kleinblätterigen Linde fand Kny zweite Holzringe nach einem Kahlfrass durch Insekten im Juni und darauf folgender Neubelaubung, während die Rotbuche unter denselben Verhältnissen keinen doppelten Jahresring bildete. Bei Koniferen sind nach Nördlinger „Scheinringe" nicht selten, wie denn auch Strasburger bei einer etwa 20jährigen Lärche den zweiten, dritten, vierten, fünften und sechsten Jahresring verdoppelt fand; doch waren die Herbstgrenzen stärker ausgeprägt als die inmitten der Saison gebildeten. Die Johannistriebe scheinen in der Regel nicht mit Verdoppelung des Jahresrings verbunden zu sein, doch sah Jost eine solche bei Forsythia auftreten, namentlich wenn die Bildung des Nachtriebes spät und aus einer schon abgeschlossen gewesenen Endknospe erfolgte. Endlich sei an die von Robert Hartig in der forstlich-naturwissenschaftlichen Zeitschrift (IV, 1895, 1) näher behandelten Frostringe erinnert. Von Wilhelm ausgeführte Versuche, durch künstliche Entlaubung im Juni und Juli an 7—9jährigen Eichen doppelte Jahresringe zu erzeugen, führten im allgemeinen nicht zu dem erhofften Ergebnis. Nur in der Nähe einiger behufs Konstatierung des Standes der Verholzung vor dem Versuche angebrachter Wunden bildeten sich mit der Lupe erkennbare unvollständige Doppelringe, deren Zusammenhang mit der Entblätterung zweifelhaft blieb.

Uebrigens ist auch, wenn keine Verdoppelung von Jahresringen vorliegt, die Altersbestimmung eines Baumes durch deren Zählung nur da genau durchzuführen, wo sie mit genügender Schärfe ausgebildet sind und ihre Breite nicht allzu gering ist. Beides, ihre Deutlichkeit und ihre Breite, schwankt zwischen weiten Grenzen. Scharf ausgeprägte Jahresringe besitzen namentlich die Nadelhölzer, dann die Eichen, Robinien, Eschen, Erlen und Birken, während sie bei den Hainbuchen und Linden weniger deutlich hervortreten. Bei dem besenginsterähnlichen Hecksamen (*Ulex europaeus* L.) und dem Oelbaum (*Olea europaea* L.) sind mitunter die Grenzen der Jahresringe selbst unter Vergrösserung schwer oder kaum nachweisbar; doch fehlen sie keiner europäischen Pflanze gänzlich. de Bary führt in seiner Anatomie (519) nur die holzigen Piperaceen, Cacteen und das Klettergewächs *Cobaea scandens* als Pflanzen an, bei welchen er keine Jahresringe habe finden können, und Sanio[1]) bezeichnet als einzige jahrringlose Pflanze die Polygonacee *Mühlenbeckia complexa*. Bei tropischen Bäumen existiert ebenfalls Ringbildung, die aber möglicherweise keine Jahrringbildung ist. An Stelle unseres Wechsels zwischen Sommer und Winter tritt dort der zwischen feuchten Vegetationsperioden und trockenen Ruhezeiten und, wo solche im Laufe eines Jahres zweimal wechseln, könnten Semesterringe gebildet werden, wie sie bei *Adansonia digitata*, dem berühmten Affenbrotbaum, vorhanden sein sollen. Bei Ficus, Casuarina u. a. kommen nach de Bary (l. c. 519) jahresringähnliche Zeichnungen vor, welche durch ganz andere anatomische Verhältnisse bedingt sind als die eigentlichen Jahresringe. Interessant ist, dass Christison[2]) bei Robinien, die in Uruguay in einem Klima mit regellos wechselnden langen Trocken- und Regenperioden gewachsen waren, dennoch sehr deutliche und der Zahl nach dem Alter des Baumes entsprechende Jahresringe fand. Es geht daraus hervor, dass, wie wir später noch näher erörtern werden, die Jahresringbildung nicht direkt durch äussere Einflüsse bewirkt wird. Die Ruheperiode der Robinie ist in dem bezeichneten Klima

[1]) Citiert nach Jost, Bot. Ztg. 1891.

[2]) Christison. Transactions a. Proced. of the Bot. soc. of. Edinburgh. 1891. Ref. in Bot. Centralblatt 1891. Beihefte p. 533.

etwas kürzer als bei uns, während andere Bäume europäischen Ursprungs dort ebenso lange wie in der Heimat ruhen und australische Akazien ebenda gar keine oder eine nur wenig Wochen dauernde Ruhezeit durchmachen. Die Entscheidung darüber, ob Jahresringe vorhanden sind oder nicht, ist übrigens nicht immer ohne Mikroskop auszuführen und demgemäss sind Nachprüfungen älterer Angaben [1]) gewiss nicht überflüssig.

2. Die Breite der Jahresringe.

Die Dimensionen der Jahresringe hängen in hohem Masse von äusseren Umständen ab; doch herrscht nach ROSSMÄSSLER (Der Wald 1863, p. 95) bei verschiedenen Baumarten wenigstens einigermassen eine Regel in der durchschnittlichen Ringbreite. Beispielsweise gibt er an, dass die Lärche durchschnittlich breitere Jahresringe besitze als die Eiche, diese breitere als die Arve und Krummholzkiefer. Nach DE BARY (l. c. 498) gehören zu den spezifischen Eigentümlichkeiten die grosse Ringbreite der Paulownia, die einen bis mehrere Centimeter erreicht, und des Götterbaumes (*Ailanthus*), sowie die geringe des Hartriegel (*Cornus*), ferner die der Kiefer und der Weisstanne gegenüber der des Taxus. Die Ringbreite des Taxus beträgt einen bis zwei Millimeter und darunter. Auch individuelle, in der Wuchskraft begründete Abweichungen in der Jahrringbreite von Exemplaren derselben Holzart werden angegeben.

Im einzelnen Individuum nimmt die Breite der Ringe in der Jugend auch unter gleich bleibenden äusseren Bedingungen eine Reihe von Jahren hindurch zu, um dann eine Weile konstant zu bleiben, bis sie im höheren Alter wieder abnimmt. An den Seitenästen und Wurzeln bleibt die Jahrringbreite hinter der des Stammes zurück. Genaueren Aufschluss über die Aenderungen, welche die Jahrringbreite in den verschiedenen Höhen eines Baumes erkennen lässt, verdanken wir, nach Vorarbeiten v. MOHL's und NÖRDLINGERS, namentlich der Arbeit ROBERT HARTIGS „über das Dickenwachstum der Waldbäume“ in Danckelmanns Zeitschrift für Forst- und Jagdwesen (III, 1871) [2]), welcher die Untersuchung von 205 meist haubaren oder angehend haubaren Stämmen acht verschiedener Holzarten (Weisstannen, Kiefern, Fichten, Lärchen, Weymouthskiefern, Eichen, Rotbuchen und Ellern) zu Grunde liegt. Nach HARTIGS Ermittelungen erfahren die Querschnittflächen der Baumstämme innerhalb der Krone eine um so grössere jährliche Zunahme, je näher sie der Basis der Krone liegen. Mit anderen Worten: der Flächenzuwachs des Stammes nimmt innerhalb der Baumkrone von oben nach unten zu. In freiem Stande erwachsene Bäume, welche von oben bis unten beastet sind, können ganz und gar als Kronen betrachtet werden und verhalten sich hinsichtlich des Stammzuwachses ebenso. Ob mit dieser Zunahme der Jahrringfläche auch eine solche der linearen Jahrringbreite verbunden ist, das hängt ganz von der Stärke der ersteren ab. Gleicher Flächenzuwachs wird sich um so weniger in einer Zunahme der Ringbreite aussprechen, je grösser der Baumquerschnitt ist; ja es kann selbst bei geringerer Ringbreite an dicken Stammteilen ein grösserer Flächenzuwachs stattgefunden haben als an einem dünneren Stammstücke. Bei bis zum Fusse belaubten Bäumen nimmt indessen in der Regel der Zuwachs vom Gipfel bis zum Wurzel-

[1]) NÖRDLINGER, Forstbotanik I, 1874 p. 2.
[2]) Die Resultate dieser Arbeit sind auch mitgeteilt in Bot. Ztg. 1870 p. 505; vgl. auch R. HARTIG, Lehrbuch der Anatomie u. Physiologie der Pflanzen etc. Berlin 1891. 271.

stocke so rasch zu, dass auch die Ringbreite nach unten zunimmt, während dies bei Kronen, die auf einem astfreien Schafte sich erheben, nicht immer der Fall ist. Die Erklärung für die beschriebene Zunahme des Flächenzuwachses innerhalb der Krone erblickt Hartig darin, dass von der Spitze bis zur Basis derselben mit jedem weiteren Zweige dem Stamme auch neue Bildungsstoffe zugeführt werden. Unterhalb der Krone, im astfreien Schafte, kommt zu den Bildungsstoffen nichts mehr hinzu. Bei nicht unterdrückten, aber im Bestandesschlusse erwachsenden Bäumen ist der Flächenzuwachs in jeder Schafthöhe gleich gross oder er nimmt nach unten zu; bei unterdrückten Stämmen werden die Bildungsstoffe schon in den oberen Schaftteilen verbraucht, so dass hier der Flächenzuwachs nach unten abnimmt. In beiden Fällen nimmt die Dicke des jährlich entstehenden Zuwachsmantels von den dickeren unteren Baumregionen aus nach oben hin zu. Ausgenommen von dieser Regel ist der unterste Schaftteil, der sogenannte Wurzelanlauf, welcher bei älteren Bäumen oft zwei bis drei Meter hoch am Stamme emporreichen kann. Hier findet ein bedeutend schnelleres Dickenwachstum statt, als in den höher gelegenen Schaftteilen, das so stark werden kann, dass es oft selbst eine Verbreiterung der Jahresringe d. h. eine Verdickung des Zuwachsmantels an jener Stelle zur Folge hat. Zur Erklärung dieser Thatsache zieht Hartig vermutungsweise das relativ späte Erwachen der Cambiumthätigkeit in den Wurzeln heran. Solange diese noch ruhen und somit keine Verwendung für die von oben kommenden Bildungsstoffe haben, sollen die letzteren sich im Wurzelanlauf stauen und dadurch dessen gesteigerten Zuwachs herbeiführen. Wieweit diese etwas grob physikalische Vorstellung begründet werden kann, ist abzuwarten. Unerklärt blieb im übrigen die Verteilung des Zuwachses in dem astfreien Schafte zwischen Krone und Wurzelanlauf. Hartig versucht auch die hier vorliegenden Verhältnisse aus der abwärts gerichteten Wanderung der Bildungsstoffe und der Aenderung ihrer Verteilung infolge der Durchmesserzunahme des Stammes nach unten hin zu verstehen. In einem früheren Kapitel aber wurde an der Hand der Metzgerschen Untersuchungen über die Reizwirkung des Windes bereits auseinandergesetzt, dass noch andere Faktoren ins Spiel kommen können. Der Gegenstand wird noch dadurch kompliziert, dass das Dickenwachstum in den verschiedenen Baumteilen verschieden lange andauert, welcher Umstand ebenfalls zur Erklärung der wechselnden Grösse ihres Flächenzuwachses herangezogen wurde. Experimentelle Beiträge wären zur Klärung dieser wie mancher anderen Fragen des Baumlebens dringend zu wünschen.

3. Jahrringbreite und äussere Verhältnisse.

Die Abhängigkeit der Jahrringbreite und damit des gesamten Dickenzuwachses von äusseren Verhältnissen ist noch nicht so gut bekannt, wie es bei der Wichtigkeit dieses Punktes wünschenswert wäre. Doch wissen die Praktiker, dass die Standortsverhältnisse für die Zuwachsgrössen von Bedeutung sind und, dass jede Beeinträchtigung der Krone oder der Wurzeln, die eine gewisse Grenze überschreitet, eine Verschmälerung der Jahresringe nach sich zieht. So kann man unter Umständen an der Jahresringbreite erkennen, ob ein Baum unter Beschränkung durch nahe Nachbarn oder im Freistande gewachsen ist. Nördlinger vermochte an Eichen Maikäferjahre mit Hilfe der jedesmal auftretenden schmalen Holzringe bis in das vorige Jahrhundert zurückzuverfolgen. Interessant ist dabei, dass der

dem Maikäferjahre folgende Ring immer schon wieder normale Breite hatte. Auch Samenjahre zeichnen sich durch geringere Ringbreite aus.

Die Abhängigkeit der Ringbreite vom Klima illustrieren in ausgezeichneter Weise einige Beobachtungen von G. Kraus [1]) an grönländischen Hölzern. Ein 3 Decimeter langer Krüppel von *Salix antarctica* erwies sich hundertjährig bei einem Stammhalbmesser von 16 mm und einer Jahrringbreite von 0,16 mm. Ein vierzigjähriges federkieldickes Exemplar von *Betula nana* L., gewachsen unter $73^1/_4$ Grad nördlicher Breite, hatte Jahresringbreiten von 0,1 mm, während ein Stämmchen des Würzburger botanischen Gartens eine solche von 1,6 mm aufwies.

Ein direkter Zusammenhang der wechselnden Witterung verschiedener Jahre mit der Breite der innerhalb derselben gebildeten Holzringe ist, nach Nördlinger [2]), nur unvollkommen nachzuweisen. Es ist eben, wie er ausführt, zu bedenken, dass der Dickenzuwachs zum grössten Teile in den Frühling und Vorsommer fällt und deshalb einerseits die Feuchtigkeit oder Trockenheit des vorangegangenen Winters unter Vermittelung der Wurzeln noch darauf einwirken kann, andererseits eine Trockenhitze in der letzten Julihälfte und im August relativ bedeutungslos ist. So erklärt man sich z. B. den schmalen Holzring des Jahres 1858 aus der ungewöhnlichen Trockenheit des Winters 1857/58.

Eine ausgedehnte Litteratur hat die Verbreiterung der Jahresringe hervorgerufen, welche infolge einer Lichtstellung eintritt. [3]) Die Erscheinung ist als Lichtungszuwachs allgemein bekannt. Bei schon vorher gut entwickelter Krone oder in sehr jugendlichem Alter der Bestände tritt sie gleich im ersten Jahre auf. Meistens aber stellt die Zuwachssteigerung sich erst vom zweiten bis vierten Jahre nach der Freistellung ein. Ihre Grösse hängt weniger von dem Grade der Lichtung als von der Holzart, dem Alter, der Bestandesbeschaffenheit und den Standortsverhältnissen ab. Sie kann andauern bis durch Zunahme der Kronen und Wurzelsysteme über und unter der Erde der Bestandesschluss wieder hergestellt ist, erscheint aber auch bei vollständig freistehenden Bäumen zeitlich nicht unbeschränkt. Die Ursachen des Lichtungszuwachses suchte man früher in der durch die Freistellung ermöglichten stärkeren Entwickelung der Krone und des Wurzelsystems bei dem grösser gewordenen verfügbaren Raum. Die bessere Beleuchtung bei gleichzeitiger Zunahme der Zufuhr aus dem Boden erlaubte auf eine vermehrte Produktion von Baustoffen zu schliessen, welche auch dem Dickenwachstum zu Gute kommen musste. Auch eine freilich vorübergehende Steigerung des Nährstoffkapitals im Boden infolge der im Lichtstand rascheren Verwesung der humosen Bodenbestandteile wurde herbeigezogen und neuerdings ist in dem Wind durch die in Kap. IV, 8 bereits angeführten Untersuchungen Metzgers [4]) noch ein weiterer Faktor aufgetaucht, dem auch R. Hartig Rechnung trägt, indem er die bedeutende einseitige Zuwachssteigerung im untersten Stammteile freigestellter Fichten zum Teil wenigstens auf eine Reizwirkung des im Freistande stärker angreifenden Windes zurückführt.

Sehr häufig besitzen die Jahresringe nicht auf allen Seiten eines Stammes die gleiche Breite; eine Eigenschaft, die bei der Hainbuche und dem Taxus erblich auftritt (solche Hölzer heissen spannrückig), sonst aber

---

[1]) Bot. Ztg. 1873, 513.

[2]) Forstbotanik I

[3]) Den hier gemachten Angaben ist die von R. Weber in seinem Lehrbuch der Forsteinrichtung (Berlin 1891) gegebene Darstellung zu Grunde gelegt.

[4]) Mündener forstliche Hefte. 1895, 1896; R. Hartig, Forstlich-naturw. Zeitschr. 1896.

durch die verschiedensten äusseren Einwirkungen hervorgerufen werden kann. Einseitige Entwickelung der Krone oder des Wurzelsystems vermag z. B. zu einseitiger Verbreiterung der Jahresringe zu führen, wie sich an Wegen und Waldrändern beobachten lässt. Andrerseits fand R. HARTIG [1]) auch bei ganz einseitiger Krone an Rotbuchen einen gleichmässigen Zuwachs am ganzen Stamm. Stehen zwei Bäume einander zu nahe, so bleiben die Jahrringe der benachbarten Seiten schmäler als die der Gegenflächen, und wird dann der eine der beiden beseitigt, so verbreitern sich sofort die Jahrringe des stehen bleibenden Exemplares, weil es nun nach der bisher beeinträchtigten Seite hin Aeste und Wurzeln entwickeln und auch hier den Stamm reichlicher ernähren kann.

Die Verbreiterung der Jahresringe auf der Bergseite an steilen Hängen wachsender Bäume erklärt sich wohl aus einer ungleichseitigen Entwickelung des Wurzelsystems; weniger leicht verständlich aber ist der excentrische Wuchs durch Schneedruck oder sonstige Zufälle schief gestellter Nadel- und Laubhölzer. MER [2]) führt ihn bei Vogesentannen, deren Jahresringe für einige Jahre nach dem Eintritt der Schiefstellung auf der Unterseite der Stämme breiter wurden als oben, auf die Einwirkung der Schwerkraft zurück, welche damit zu einer Wiederaufrichtung der Bäume beitrage. Die Frage liegt indessen nicht ganz einfach, denn bei schiefgestellten Laubhölzern befindet sich die breitere Seite der ebenfalls excentrisch werdenden Jahresringe nach NÖRDLINGER auf dem Rücken der schiefen Stämme. Interessant ist, dass MER durch die Excentricität der Weisstannen das Auftreten von Frostrissen begünstigt fand. Solche stellten sich auf der dem Abhang zugewendeten Seite der Stämme einer Bergflanke und den Nachbarseiten einander sehr nahe stehender Stämme ein, weil der Holzring an einer schmäleren Stelle dem Zerreissen weniger Widerstand leistet, als in breiteren Partieen, wo der Zusammenhang einer grösseren Anzahl von Elementen zu überwinden ist.

In vielen Fällen ist ein Einfluss der Himmelsrichtung auf die Excentricität der Baumstämme konstatiert. Derselbe gründet sich aber weniger auf die Richtung der Sonnenstrahlen als auf die Wirkung des Windes. So geben MER [2]) für Weisstannen, R. HARTIG [1]) für dem Westwind ausgesetzte Fichten geringere Breite der Ringe auf der dem Windstosse zugewendeten Seite an, infolge deren die betreffenden Bäume einen ovalen Querschnitt erhalten, dessen grosse Achse der Windrichtung parallel läuft. In nur gelichtetem Bestande beschränkte sich nach HARTIG die Zuwachssteigerung an der dem Winde abgewandten Ostseite der Fichten auf die Gipfel, die allein von dem Winde stärker gefasst werden konnten. Schon früher [3]) ist auch von anderen Bäumen eine „Ausbauchung des Holzringes“ an der vom Winde abgekehrten Seite beobachtet worden und HOFMEISTER hat experimentell, durch Vergleich freier und festgebundener Stämmchen, den Einfluss jenes Agens nachgewiesen. Eine direkte Wirkung der Sonnenstrahlen scheint die Verschmälerung der Jahresringe auf der Südseite ihnen ausgesetzter Bäume zu sein; doch ist die Entscheidung darüber, ob in einem gegebenen Falle Sonne oder Wind wirksam waren, wohl nicht leicht. Bei Kiefern und Rotbuchen fand R. HARTIG [4]) ganz unabhängig von der Himmelsrichtung bald die eine bald die andere Seite periodisch abwechselnd im Zu-

[1]) Forstlich-naturw. Zeitschr. 1896 p. 45.
[2]) Recherches sur les causes d'excentricité de la moelle des sapins. Paris 1889. Extr. de la revue des eaux et forêts.
[3]) NÖRDLINGER, Forstbotanik.
[4]) Holz der Rotbuche 1888 p. 65.

wachs voraus. SCHWEINFURTH[1]) sah an den Ufern des roten Meeres die Holzringe der Bäume nach Süden hin beträchtlich stärker entwickelt als nach Norden, weil das dort konstante Vorherrschen der Nordwinde eine Verkümmerung der nordwärts hervortretenden Aeste bewirkt. Hier hätten wir eine indirekte Wirkung des Windes vor uns. Die schmäleren Jahresringe der Nordseite würden eine Folge der durch die Verkümmerung der Aeste gestörten Ernährung sein. Dies schliesst HARTIG für seine Fichten ausdrücklich aus. Dieselben zeigten die stärkeren Jahresringe auf der Ostseite auch dann, wenn dort die Benadelung fast fehlte; so dass das excentrische Wachstum nur eine direkte Folge der Windwirkung sein konnte, die wir uns freilich nicht einfach mechanisch, sondern, wie in Kapitel IV, als Reiz denken müssen.

4. Die Excentricität der Seitenäste.

Eine merkwürdige, in ihren Gründen noch wenig aufgeklärte Erscheinung ist das excentrische Wachstum der Aeste unserer Holzpflanzen. Bei den meisten Laubhölzern, z. B. der Linde, Esche, Hasel, auch bei dem Haidekraut findet man den Holzkörper an den Oberseiten der Zweige dicker, also seine Jahresringe breiter als an der Gegenseite, während der Buchsbaum, das viel kultivierte Rhododendron ponticum und die Koniferen an den Zweigunterseiten Verbreiterung der Jahrringe aufweisen. Bei den Koniferen bleibt nach MER[2]) das Cambium der Zweigoberseite sogar manchmal ganz unthätig, so dass halbe Jahresringe entstehen und man also beim Zählen an der Zweigunterseite eine grössere Anzahl von Jahren bekommt als an der Oberseite. Im einzelnen finden sich mannigfache Abweichungen von dem angegebenen Verhalten; so tritt die excentrische Entwickelung der genannten Laubhölzer erst in den späteren Jahrringen hervor, oder sie bestand früher im umgekehrten Sinne (Esche, Robinie, Traubenkirsche, Linde u. a.). Nicht selten wechseln auch bei den Laubhölzern oberseits verbreiterte mit unterseits stärker entwickelten Jahresringen ab; doch so, dass die ersteren in der Ueberzahl bleiben. Auch bei den Koniferen findet sich ab und zu zwischen die unten breiteren Ringe ein anderer eingeschaltet und endlich kann ein und derselbe Ring wechselnd bald nach oben, bald nach unten oder seitlich verbreitert sein. Dieser letztere Fall, dass die Richtung stärkster einseitiger Verdickung des Holzkörpers gegen die Vertikale verschoben erscheint, ist überhaupt häufig; anderseits wird bei der Weinrebe der Holzkörper der Aeste gleichzeitig oben und unten stärker als rechts und links.

KNY suchte im Jahre 1882[3]) die Erklärung für die angeführten Erscheinungen in den ja unleugbar vorhandenen Verschiedenheiten der Beleuchtungs-, Feuchtigkeits- und Wärmeverhältnisse auf den verschiedenen Zweigseiten, besonders aber in Ernährungsdifferenzen, welche aus der Anordnung der Blätter und Zweige sich herleiten sollten. GELESNOFF[4]) zeigte, dass wenigstens der Wassergehalt excentrischer Zweige sich mit der Excentricität ändert. Er fand bei tiefer Lage des Markes die untere, bei entgegengesetzter Excentricität die obere Zweighälfte wasser-

---

[1]) Sitzungsber. d. Gesellsch. naturf. Freunde. Berlin 1867 p. 4.

[2]) Causes des variations de la densité des bois etc. Bulletin de la soc. botanique de France. T. XXIX. Februar 1892.

[3]) Dickenwachstum des Holzkörpers. Berlin 1882. Hier die erwähnten Einzelheiten.

[4]) Arbeiten der Petersburger Ges. d. Naturw. Bd. V, 2. 1874 cit. bei KNY.

reicher als die Gegenseiten. Diese Thatsache lässt sich einstweilen aber ebensowenig wie GABNAYS[1]) Angabe, wonach bei den unterseits stärkeren Nadelholzästen das spezifische Gewicht der Bildungssäfte grösser ist als bei Laubhölzern, zu einer Erklärung der Excentricität verwerten. Schon die Verteilung der beiden Excentricitäten im Pflanzenreiche zeigt, dass die Frage so einfach nicht zu lösen ist. Wir haben es hier wieder mit einer Erscheinung zu thun, welche, von einer direkten Einwirkung äusserer Faktoren nur wenig abhängig, mit der ganzen Organisation der betreffenden Pflanzen zusammenhängt. Mehr noch als durch die Orientierung der Zweige zum Horizont erscheint sie oft durch ihre Lage zum Mutteraste oder Stamme bestimmt;[2]) dergestalt, dass z. B. an vertikal aufrecht wachsenden Seitenzweigen unterseits geförderter Mutteräste das Mark nach dem Stamme hin verschoben erscheint, gleichviel ob dies die Sonnen- oder die Schattenseite ist (s. Fig. 53). Bei oberseitiger Förderung der Mutteräste findet das umgekehrte Verhalten statt. An horizontalen Zweigen macht sich der Einfluss der Lage zum Mutterast in einer Neigung der Symmetrieebenen der ersteren geltend, wie sie in den Abbildungen (s. Fig. 53) zu erkennen ist. Man sieht auch hier, dass bei unterseitiger Förderung (Taxus) das Mark der Sekundärsprosse dem Mutterast zugewandt, bei oberseitiger Förderung (Linde) von ihm abgekehrt ist. Bei der Linde hat sich die Excentricität auch auf die Rinde ausgedehnt.

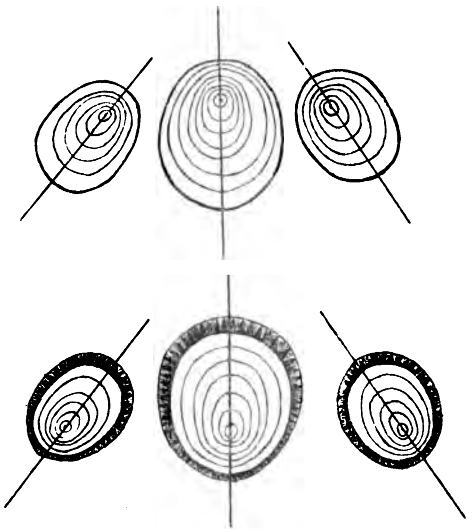


Fig. 53. Oben: Querschnitte eines horizontal gerichteten Taxusastes und zweier seiner Seitenzweige. Unten: Dasselbe von einer Linde. Nach WIESNER.

Neuerdings hat CIESLAR[3]) auf Veranlassung von WIESNER an der Fichte Versuche angestellt, welche darthun, dass hier Excentricität mit unterseits dickerem Holzkörper sich künstlich durch Veränderung der Lage eines Sprosses erzeugen lässt. Die Gipfeltriebe von vier achtjährigen Fichtenbäumchen wurden im Mai unter flacher Biegung in horizontale Lage gebracht. Nach Verlauf zweier Vegetationsperioden zeigten sowohl der gebogene Hauptspross als auch die in der horizontalen Zwangslage sich entwickelnden Seitentriebe, einerlei, welches ihre Lage zur Mutterachse war, eine unterseitige Förderung der Holzkörper. Hier überwog also der Einfluss der Lage zum Horizont den der Orientierung am Mutterorgan.

Erwähnenswert ist noch, dass die Excentricität der Aeste oft Hand in Hand geht mit ungleicher Ausbildung der Blätter und Knospen auf den

---

[1]) Referat Bot. Centralblatt. 1892. III 237.

[2]) WIESNER, Unters. über d. Einfluss der Lage auf die Gestalt d. Pflanzenorgane. I. Sitzber. d. Wiener Akad. d. W. Bd. 101. 1892 u. Ber. d. deutschen botan. Ges. Bd. X, 1892.

[3]) Centralblatt f. d. ges. Forstwesen. Wien 1896. Auch unter WIESNER, Ber. d. deutschen bot. Ges. 1896.

verschiedenen Zweigseiten, Verhältnisse, welche namentlich von Wiesner näher untersucht worden sind [1]) (vgl. auch Kap. X).

5. Jahresringe der Wurzeln.

Die Jahresringe der Wurzeln unterscheiden sich nach Nördlinger (Forstbot. 1874, I, 15 ff.) von denen des Stammes durch ihre sehr ungleichmässige Ausbildung, dann aber auch durch ihre im Durchschnitt geringere Stärke. Sie sind weit schwerer zu zählen als die des Stammes, selbst bei Hölzern, deren Stammringe leicht kenntlich sind. „Dutzende von Holzringen können sich hier im Innern oder am Umfang oder auf einer schmalen Seite zu einem oder wenigen zusammenziehen. Zählbare Ringe wechseln mit verschwommenen, einfache scheinen wegen täuschender Ringchen weitmaschigern Gewebes doppelte zu sein und nur selten (Hickory) wird der Mangel eines guten Kennzeichens, wie es im Stamme der Porenkreis ist, in der Wurzel einigermassen ersetzt durch ungewöhnlich dunklere Umfangsgrenze der Ringe.“ Manchmal indessen finden sich unter zahlreichen unregelmässigen Wurzeln einzelne mit „hübscher Gleichmässigkeit und Deutlichkeit“ der Ringe. Die vom Stock ausgehenden Nebenwurzeln sind nicht selten flach, so dass sie einem auf der Längskante stehenden Brette gleichen, und dabei excentrisch gebaut und zwar mit nach unten verschobenem Marke, eine Erscheinung, die an tropischen Ficusarten in besonders hohem, allen Reisenden auffallendem Grade entwickelt ist. Kny (Ueber das Dickenwachstum des Holzkörpers 1882) fand an Wurzeln auch stark excentrische Aeste bildender Laubbäume, wie der Linde, ebensowenig wie bei denen der Koniferen die entsprechende oder überhaupt eine einigermassen beständige Excentricität. Ein und dieselbe Wurzel kann innerhalb geringer Längenabstände nach verschiedenen Seiten excentrisch sein und bei mehrjährigen Wurzeln zeigen die einzelnen übereinander gelagerten Jahresringe grosse Abweichungen.

6. Unterschiede zwischen Früh- und Spätholz.

Will man sich eine Ansicht über die Ursachen der Jahresringbildung verschaffen, so ist erst zu ermitteln, worin dieselbe eigentlich besteht, d. h. man muss sich darüber klar werden, welche Eigentümlichkeiten des Holzkörpers das Hervortreten der ringförmigen Zeichnungen auf dem Querschnitte hervorrufen. Man kann sich von vorneherein sagen, dass die Erscheinung dadurch bedingt sein wird, dass das Cambium beim Beginne der Vegetationsperiode anders beschaffene Holzelemente erzeugt, als später. Unsere Aufgabe besteht dann darin, zuerst zu erörtern, worin diese periodisch wiederkehrenden Verschiedenheiten bestehen, und dann zu sehen, was sich etwa über deren Ursachen aussagen lässt.

Für die oberflächliche Betrachtung liegt der Unterschied zwischen Früh- und Spätholz darin, dass jenes poröser, lockerer, manchmal auch etwas anders gefärbt erscheint als dieses. Zu genaueren Feststellungen aber muss das Mikroskop zu Hilfe genommen werden. Da zeigt sich denn als häufigstes und oft alleiniges Merkmal der Jahresringgrenze die Ab-

---

[1]) Wiesner, Ber. d. deutschen bot. Ges. XIII, 1895 p. 483 und die frühere Arbeit in Bd. X. p. 180.

plattung der letzten Holzelemente eines Sommers in der Richtung des Stammradius. Sie kann Hand in Hand gehen mit Aenderungen der durchschnittlichen Länge derselben und erstreckt sich in gleicher Weise auf das eigentliche Holz wie auf die Markstrahlen. Der Uebergang von den früher im Jahre entstandenen Holzelementen zu jenen platten Grenzgebilden kann plötzlich, aber auch ganz allmählich sich vollziehen, während das nicht abgeplattete Anfangsholz der nächsten Saison sich ihnen immer ganz unvermittelt anschliesst. Bei den Laubhölzern kommt zu der Abplattung der Spätholzelemente eine Verengerung oder eine Abnahme der Gefässe zu Gunsten von Holzfasern und Tracheiden. Der Sinn dieser Erscheinung ist nach Haberlandt [1]) und R. Hartig [2]) der folgende. Die grössere Anzahl der Gefässe und die grössere Weite der übrigen wasserleitenden Organe im Frühlingsholz entspricht dem zu Beginn der Vegetationszeit sich geltend machenden Bedürfnis des Baumes nach bequemen Wasserbahnen. Sind solche erst gebildet, so kann im Spätholz durch engere Elemente dem Bedürfnisse erhöhter Festigkeit Genüge geleistet werden. In Uebereinstimmung mit dieser Auffassung steht es nach R. Hartig, dass besonders die Kernholzbäume eine reich- oder grossporige Frühlingszone zeigen. Das Kernholz nimmt an der Wasserleitung nicht teil. Da die Verkernung aber in jedem Jahre neue Jahresringe ergreift, ist es bei der Schmalheit der für die Wasserförderung verbleibenden Splintzone hier besonders wichtig, möglichst früh Ersatzwege bereit zu stellen. Eine Ausnahme bilden die Weiden, bei welchen trotz deutlicher Kernbildung die Gefässe gleichmässig im Ringe verteilt sind. Dies hängt, meint Hartig, damit zusammen, dass sie ihre Jahrestriebe nicht stossweise mit einem Male entfalten wie etwa die Eichen, sondern ihre Laubmenge den ganzen Sommer hindurch in lang andauerndem Wachstum vergrössern, wodurch eine gleichmässig fortschreitende Zunahme der Leitungsbahnen im Jahresringe sich nötig macht. Ein drittes aber weniger beständiges Merkmal der Jahresringgrenze bilden die besonders dicken Membranen des Spätholzes. Bei der Kiefer können die Wände der letzten Tracheiden eines Ringes fast doppelt so stark werden als die der ersten und auch bei der Hainbuche lassen sie eine merkliche Dickenzunahme erkennen. In anderen Fällen indes, so bei den gefässähnlichen Tracheiden der Birke, Erle, Pappel, der Weiden und des Holunders, sonst auch beim Holzparenchym, den Holzfasern und faserähnlichen Tracheiden bleibt die Wanddicke durch die ganze Breite des Jahresrings hindurch sich ziemlich gleich und in manchen Fällen findet selbst eine Abnahme der Wanddicke nach der Herbstgrenze hin statt. Bei den Koniferen sind nach Kny dickere Zellwände im Spätholze weit verbreitet, aber unbeständig. Selbst die verschiedenen Teile eines und desselben Astes wie die verschiedenen Teile desselben Jahresringes verhalten sich ungleich. So stehen nach Kny bei dem gemeinen Wachholder u. a. an Seitenzweigen die Spättracheiden in der Membrandicke hinter den ihnen vorangehenden Tracheiden desselben Jahres und den Frühtracheiden des nächsten zurück; doch nur auf der im Holzkörper stärker entwickelten Zweigunterseite. Mehrfacher Wechsel ungewöhnlich dickwandiger, spätholzähnlicher Tracheiden in den verschiedenen Regionen eines und desselben Jahresrings mit dünnwandigeren Elementen wird für die Kiefer (de Bary Anatomie), *Thuja occidentalis*, *Tsuga canadensis* Kny. l. c.) angegeben.

---

[1]) Physiologische Pflanzenanatomie. 1884. I. Aufl.
[2]) Lehrbuch der Anatomie etc. u. a. a. O.

7. Ursachen der Jahresringbildung.

Seit der Ausbreitung der modernen Experimentalphysiologie in der Botanik durch Sachs war an den verschiedensten Punkten innerhalb dieser Disziplin das Bestreben hervorgetreten, für Lebenserscheinungen unmittelbare physikalische Ursachen zu suchen, und so lag es auch den Forschern, welche sich damals zuerst eingehender mit dem Problem der Jahresringbildung befassten, am nächsten, einen direkten Einfluss physikalischer Einwirkungen für diese Erscheinung in Anspruch zu nehmen. Es war dies um so natürlicher, als in der That die Bildung von Früh- und Spätholz mit ausserordentlicher Ungleichheit der äusseren Bedingungen Hand in Hand geht.

Das Frühholz entsteht zur Zeit der Knospenentfaltung und Laubentwicklung während der noch verhältnismässig niedrigen Luft- und Bodentemperatur des Frühjahrs, während das Spätholz, wie wir sahen, in der heissen Zeit der höchsten Blattthätigkeit, im Sommer, gebildet wird. Zu diesen Umständen kommen nun noch die Verschiedenheiten der physikalischen Verhältnisse im Bauminneren beim Beginn und gegen das Ende der Cambiumthätigkeit. Der Wassergehalt der Bäume ist in jenen zwei Epochen nicht derselbe und sollten nicht auch die im Baume vorhandenen Spannungen und Druckwirkungen durch die fortschreitende Bildung von Holz in seinem Innern fortwährend geändert werden? Diese letzte Erwägung war es, an welche die ersten ernstlichen Erklärungsversuche der Jahresringbildung anknüpften.

Wir sahen, dass die Abplattung der Holzelemente in der Richtung des Stammradius und, bei den Laubbäumen, das Engerwerden oder Fehlen der Gefässe im Spätholz die allgemeinsten Kennzeichen der Jahresringgrenze bilden. Wie das Geissblatt an den Stellen, wo es einen Baumast fest umschlungen hat, dessen Dickenwachstum hemmt, so kann auch künstlich die Verdickung eines Stammes durch Anlegen eines Druckverbandes, z. B. eines eisernen Reifs, gehemmt werden. In ähnlicher Weise erklärte sich Sachs [1]) die Abplattung, d. h. das Abnehmen des radialen Durchmessers der Holzelemente gegen den Herbst hin aus dem mit dem Dickenwachstum während des Sommers und infolge der Austrocknung der Borke zunehmenden Druck der Rinde auf Cambium und Holz und Hugo de Vries [2]) glaubte diese Ansicht durch Versuche zu bestätigen, indem er durch Rindeneinschnitte im Herbst den Rindendruck zu vermindern suchte, worauf trotz der Jahreszeit in dem noch sich bildenden Holze weniger abgeplattete Holzfasern und mehr und weitere Gefässe auftraten. Umgekehrt gelang es ihm, durch eine im Frühjahr um junge Baumäste gelegte Ligatur „Herbstholz" mit engeren Fasern und engeren oder in Minderzahl vorhandenen Gefässen zur Ausbildung gelangen zu lassen. Nun zeigte aber Krabbe 1882 [3]), dass die bei Sachs und de Vries' Erklärungsversuchen vorausgesetzte Steigerung des Rindendrucks im Sommer überhaupt nicht existiere. Löst man an einem Zweige oder Stamme einen Rindenring vom Holze los, so zieht er sich freiwillig derart zusammen, dass, wenn man ihn wieder anzupassen sucht, seine Enden sich nicht mehr aneinander schliessen. Um das Rindenband auf seine ursprüngliche Länge zu bringen

[1]) Lehrbuch. I. Aufl. 1874.

[2]) De l'influence de la pression du liber sur la structure des couches ligneuses annuelles. Extr. d. Archives Néerlandaises. T. XI. 1876.

[3]) Sitzber. d. Berliner Acad. LI. 1882. p. 1093.

bedarf es einer gewissen Kraft, die einen Massstab für den Dehnungszustand abgibt, in welchem die Rinde am unverletzten Baume sich befindet. Dieser Dehnungszustand, die tangentiale Spannung der Rinde, ergibt den in der Richtung des Baumradius von der letzteren ausgeübten Druck, wenn man sie durch den Baumradius dividiert.

$$\text{Radialdruck} = \frac{\text{Tangentialspannung}}{\text{Radius}}$$

Krabbe bestimmte die Tangentialspannung dadurch, dass er die abgelösten Rindenringe durch Gewichte über runden Holzscheiben vom Durchmesser der betreffenden Baumstämme bis zu ihrer ursprünglichen Länge ausdehnte und fand, dass dieselbe, solange die Rinde durch Borkebildung oder sonstige Vorgänge noch keine wesentlichen Veränderungen erfahren hat, mit der Dickenzunahme des Holzkörpers allerdings wächst, aber nicht so stark, das der Radialdruck mit der Vergrösserung des Baumradius ebenfalls sich vergrösserte. Derselbe blieb sich gleich oder zeigte eher eine Abnahme. Die einzige konstatierte Zunahme bot ein Eschenzweig und hier hatte der Radialdruck der Rinde bei einer Verlängerung des Radius von 18 auf 25 mm eine Zunahme von nur 0,1 g erfahren. Auch Messungen, die im Frühling und Herbst, jedesmal an denselben Exemplaren angestellt wurden, ergaben, dass die Grösse, um welche der Rindendruck vom Frühling bis zum Herbste zu- oder abnimmt, eine so geringe ist, dass ein Einfluss desselben auf die Thätigkeit des Cambiumringes nicht angenommen werden kann. Die Druckdifferenzen, welche in verschiedenen Höhen desselben Objektes gleichzeitig vorkommen, sind grösser als die geringen Schwankungen im Verlaufe einer Vegetationsperiode. Endlich ist mitunter, z. B. bei der Linde, der Uebergang von den übrigen Holzelementen zu den abgeplatteten Formen so unvermittelt, dass, wie Krabbe sich ausdrückt, gar nicht einzusehen ist, woher so plötzlich die Druckkräfte kommen sollen, die eine derartige Abplattung der Zellen in radialer Richtung hervorrufen könnten. In einer späteren Arbeit [1]) wies Krabbe nach, dass durch künstlichen Druck zwar thatsächlich das Dickenwachstum und speziell der radiale Durchmesser der Holzelemente der Koniferen vermindert werden könne, aber erst durch einen Druck von 3—5 Atmosphären, der den natürlichen Rindendruck weit übersteigt. Diesen letzteren hatte Krabbe in der Arbeit von 1882 im Mai, Juni und August auf 1,11 (*Populus alba*); 1,7 (*Castanea vesca*); 0,5 (*Pinus strobus*); 0,32 (*Pinus silvestris*) u. s. w. Atmosphären festgestellt mit einem Maximum von 1,7, einem Minimum von 0,227 Atmosphären. Durch alle diese Beobachtungen Krabbes verlieren die Versuche von de Vries ihre Beweiskraft. Sein künstlich erzeugtes „Frühlings-“ und „Herbstholz“ sind als pathologische Produkte von Eingriffen anzusehen, welche von den natürlichen Vorkommnissen scharf getrennt gehalten werden müssen.

Einige Worte seien noch den excentrisch gebauten Holzkörpern gewidmet. An der Seite maximalen Wachstums bildet hier das Cambium Elemente, welche die Beschaffenheit des Frühholzes besitzen, während an der anderen Seite mehr „Spätholz“ erzeugt wird. Auch hier glaubte man im Auftreten des letzteren eine Folge grösseren Rindendruckes auf der Seite des geringeren Wachstums zu sehen, doch auch an solchen excentrisch gebauten Hölzern besteht ein derartiger Unterschied in der Grösse des radialen Rindendruckes nach Krabbe nicht. Krabbe findet vielmehr an excentrisch gewachsenen Bäumen und Aesten die Tangentialspannung der Rinde,

---

[1]) Sitzungsber. d. Berliner Akad. 1884.

wiederum so lange diese keine wesentlichen Veränderungen erfahren hat, an dem Orte maximalen Wachstums am grössten. Die gegenteilige Beobachtung KNYS (Dickenwachstum 1882) an der Linde erklärt sich daraus, dass bei den excentrisch gebauten Aesten dieses Baumes auch die Rinde an der stärkeren Seite stärker ist und deshalb zur Ausgleichung der beim Ablösen eintretenden Kontraktion ein grösseres Gewicht erfordert, als die Rinde der Gegenseite (s. Fig. 53).

Eine positive Theorie der Jahresringbildung knüpfte KRABBE aus guten Gründen an seine kritischen Darlegungen nicht an. Auch die späterhin versuchten Erklärungen der Erscheinung haben ihr Ziel nicht völlig erreichen können. Drei derselben, von R. HARTIG[1]), WIELER[2]) und LUTZ[3]) herrührend, ziehen die Ernährung und den Wassergehalt des Cambiums heran, während die vierte, die Theorie von JOST[4]), in der Periodicität der Organbildung, in der Blattentfaltung und dem Knospenschluss, die Ursache der Verschiedenheit der Früh- und Spätprodukte des Cambiums zu finden glaubte. Es würde kaum lohnen, die Polemik zwischen HARTIG, WIELER und JOST, in welche noch einige gute kritische Bemerkungen von KRABBE[5]) und MER[6]) hineinfallen, Schritt für Schritt zu verfolgen. Die Arbeiten der genannten Forscher haben eine Menge interessanter Beobachtungen zu Tage gefördert, welche zum Teil an anderen Stellen dieser Schrift Erwähnung finden, bindende Beweise für ihre Hypothesen aber nicht zu erbringen vermocht. Von den beiden Ansichten, welche sich heute einander gegenüberstehen, nimmt die eine, namentlich von JOST und MER vertretene, an, dass die Jahresringbildung im wesentlichen auf einer erblichen Periodicität der Cambiumthätigkeit beruhe. „Gerade so," schreibt JOST, „wie die Knospen, wenn sie eine zeitlang Niederblätter gebildet haben, zur Bildung von Laubblättern übergehen, so bildet das Cambium nach dem Frühjahrsholz das Herbstholz." In beiden Fällen lässt sich eine äussere Ursache des Wechsels in der Bildungsthätigkeit nicht angeben. Nach MER geht die Bildung des Frühholzes mit grösserer Lebhaftigkeit der Cambiumthätigkeit Hand in Hand. Es ist, meint er, als ob das beim Erwachen aus der Winterruhe überreizte Cambium später in einen Zustand der Lässigkeit verfalle. Eine andere Ansicht vertreten, durch ROBERT HARTIGS Arbeiten angeregt, LUTZ[7]) und STRASBURGER.[8]) Für beide hängt die Natur der jeweiligen Cambiumprodukte ab von der Wasserversorgung. LUTZ hatte sieben 6—10jährige Buchen und fünf 5—7jährige Kiefern zu verschiedenen Jahreszeiten entblättert und alle neu sich entfaltenden Knospen jedesmal entfernt. Die Kiefern ertrugen die Entnadelung schlecht; sie starben ab, erzeugten aber vorher noch Holzzuwachs, wenn die Entnadelung nach dem Knospenaufbruch ausgeführt wurde. In diesem Falle bildeten sie Holz, bis ihre gesamte Reservestärke aufgebraucht war. Die nach der Entnadelung erzeugten Elemente zeigten merkwürdigerweise die Gestalt von Frühtracheiden, auch wenn die Operation zu einer Zeit ausgeführt wurde, in welcher sonst bereits Herbstholz gebildet zu werden pflegt. Hier nun setzt die Theorie des Ver-

[1]) Holz der deutschen Nadelwaldbäume 1885. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie etc. 1891. Botan. Ztg. 1892.

[2]) PRINGHEIMS Jahrbücher Bd. 18 und THARANDTER, Forstliches Jahrbuch. T. 42. p. 72.

[3]) Beiträge zur wissenschaftl. Botanik. Herausgegeben von FÜNFSTÜCK. I, 1. 1895. Stuttgart.

[4]) Botan. Ztg. 1891 und 1893.

[5]) Berichte der deutschen Botan. Ges. 1887, 222.

[6]) Bulletin de la soc. botanique de France. T. XXXIX. 1892.

[7]) l. c.

[8]) Leitungsbahnen. Jena. G. Fischer. 1891.

fassers ein. Die Entnadelung hat, meint er, die Verdunstung der Kiefern plötzlich herabgesetzt und so einen für die Jahreszeit abnorm hohen Wassergehalt derselben, speziell der Rinde und Jungholzregion, herbeigeführt und dieser ist die Ursache der Bildung der weiten Holzelemente. In Analogie hiermit nimmt LUTZ weiter denselben Grund für den normalen Wechsel radial platter und weniger abgeplatteter Elemente im Früh- und Spätholz an.

Freilich fehlen die analytischen Belege für die behaupteten Wassergehaltsverhältnisse und LUTZ muss suchen, indirekt seine Ansicht zu stützen. Da bringt er denn unter anderem die interessante Beobachtung bei, dass in Jahren mit scharfem Wechsel zwischen nassen und trockenen Perioden während der Vegetationszeit in ein und demselben Zuwachsringe mehrmals weite Frühlingstracheiden mit Herbsttracheiden abwechseln können, also falsche Jahrringe sich bilden. Der im Jahre 1892 erzeugte Holzring einer Kiefer bestand in einem Querschnitt aus 20—22 Tracheidenreihen von durchschnittlich 18,2 μ (1 μ = $^1/_{1000}$ Millimeter) radialem Durchmesser. Hiervon wiesen die ersten 8 Tracheiden im Frühholz durchschnittlich 20,2 μ, die 8 letzten Tracheiden des Herbstholzes durchschnittlich 15,1 μ Durchmesser auf. Näher untersucht und mit den Witterungsverhältnissen verglichen wurde der Jahresring von 1893. Das Resultat sei tabellarisch mitgeteilt:

Bestandteile des Jahresrings.			Wetter.
1—2	Tracheidenreihen	„Frühlingsholz“, ca. 18,2 μ rad. Durchmesser	21. März bis 17. Mai Trockenperiode. Im letzten Maidrittel Regenzeit.
4—6	„	„Herbstholz“ ca. 12,1 μ rad. Durchmesser	1.–20. Juni Trockenperiode.
3	„	„Frühlingsholz“, ca. 16,8 μ rad. Durchmesser	21.–28. Juni Regenzeit.
6—7	„	„Herbstholz“, ca. 12,8 μ rad. Durchmesser	29. Juni bis 23. Juli Trockenzeit.
2—4	„	„Frühlingsholz“, ca. 16,5 μ rad. Durchmesser	24.–31. Juli Regenzeit.
4—5	„	„Herbstholz“, ca. 11,7 μ rad. Durchmesser	1 August bis 15. Sept. Trockenperiode von einzelnen Regenfällen unterbrochen.

Der 1894er Jahresring begann wieder mit ca. 22,2 μ weiten Frühtracheiden

Dass aus der Tabelle ein Einfluss der feuchten oder trockenen Witterung auf den Durchmesser der Tracheiden hervorgeht, ist wohl zuzugeben, wenn auch eine grössere Ausdehnung der Untersuchung sehr zu wünschen wäre; man erkennt aber auch, dass neben den durch das Wetter veranlassten Schwankungen eine davon unabhängige Verkleinerung des radialen Tracheidendurchmessers gegen das Ende der Cambiumthätigkeit hin eintritt, die wiederum auf eine Periodicität aus inneren Gründen hinweist.

Beachtenswert ist noch eine Ausführung von LUTZ über die Wanddicke der Tracheiden. Er macht sie von dem Verhältnis zwischen Nahrungszufuhr und Wachstumsgeschwindigkeit der Cambiumzellen abhängig, so dass

z. B. Tracheiden mit dicken Membranen entstehen würden 1) bei normaler Ernährung und langsamer Teilung der Cambiumzellen, 2) bei rascher Teilung der letzteren, wenn Nahrungsüberfluss vorhanden ist. Dünne Membranen aber könnten sowohl bei guter wie bei schlechter Ernährung des Cambiums auftreten, wenn nur im ersten Falle die Wachstumsgeschwindigkeit eine gewisse Grösse erreicht. Ueber die Art und Weise, wie die Wasserversorgung auf das Cambium einwirkt, hat Strasburger eine Vorstellung angedeutet, welche den von Haberlandt und R. Hartig angenommenen Zusammenhang zwischen der Wasserversorgung und dem Wechsel von porösem Frühholz und festerem Spätholz physiologisch begründet. Die innerhalb der Wasserbahnen herrschenden Umstände, meint Strasburger, üben einen ganz bestimmten Reiz auf die in Entwickelung begriffenen Holzelemente und bedingen damit die Art ihrer Ausbildung. So lange die nach den Verbrauchsorten führenden Wasserbahnen noch nicht hergestellt sind, kann ein solcher Reiz z. B. darin bestehen, dass Wasser an die Jungholzzellen abgegeben wird; er kann aber auch in irgend einer anderen Folge des frühlingsmässigen Wasserüberschusses gegeben sein. Dieser Reiz regt zur Bildung von Gefässen oder anderen weitlumigen Elementen an. Sobald hierdurch für neue Wasserbahnen gesorgt ist, hört er auf und nun werden die Einflüsse massgebend, welche sich als Bedürfnis nach mechanischer Festigung äussern. Wir begegnen hier derselben Betrachtungsweise, wie wir sie in einem früheren Kapitel auf Licht, Schwerkraft und Wind anwendeten. Wie dort die genannten Kräfte, so lösen hier Wasserüberfluss und Wassermangel eine Kette von Vorgängen aus, deren Endresultat in Gestalt zweckmässiger Wachstumserscheinungen auftritt, während ihre einzelnen Glieder noch unbekannt sind. Bei allem Dunkel, welches die Lösung unserer Frage noch umhüllt, scheint mir in dieser wenn auch einstweilen noch hypothetischen Erkenntnis des Zusammenhangs zwischen Wasserbedürfnis und Jahresringstruktur eine Erklärungsmöglichkeit gegeben zu sein.

Kapitel VIII.

Holzgewicht und Holzstruktur.

1. Allgemeine Orientierung.

Bei der praktischen Beurteilung der Hölzer spielt ihr spezifisches Trockengewicht eine grosse Rolle, weil es einen Massstab für viele andere praktisch wichtige Eigenschaften abgibt. Mit dem Trockengewicht steigt und sinkt die Festigkeit, die Federkraft, die Dauerhaftigkeit und endlich der Brennwert des Holzes, so dass die Ausdrücke Holzqualität und spezifisches Trockengewicht oft geradezu in demselben Sinne gebraucht werden. Aus dieser Bedeutung des Holzgewichtes erklärt es sich, dass sein Zusammenhang mit dem anatomischen Bau der Bäume mehrfach, namentlich von R. Hartig

und seinen Schülern, eingehenden Untersuchungen unterworfen worden ist, die mancherlei botanisch interessante Resultate zu Tage förderten. Im folgenden sind einige von R. HARTIG [1]) ermittelte Zahlen für die spezifischen Gewichte von Hölzern in lufttrockenem I) und in absolut trockenem II) Zustande zusammengestellt.

		I	II			I	II
Eiche	Splint	0.712	0.672	Fichte	Splint	0.472	0.453
	Kern	0.722	0.690		M. u. K.	0.441	0.424
Rotbuche	Splint	0.727	0.695	Kiefer	Splint	0.503	0.484
	Kern	0.718	0.692		M. u. K.	0.487	0.464
Birke	Splint	0.626	0.600	Lärche	Splint	0.537	0.516
	Kern	0.618	0.574		M. u. K.	0.522	0.503

Andere Angaben über das spezifische Gewicht der Hölzer in lufttrockenem Zustande entnehme ich der Abhandlung von EXNER über die technischen Eigenschaften der Hölzer in LOREYS Handbuch der Forstwissenschaft (I, 2, VIII, 1887).

Mehlbeerbaum (*Sorbus aria* Crantz.)	0.88	(0.73—1.02)
Stieleiche (*Quercus pedunculata* Erh.)	0.86	(0.69—1.03)
Traubeneiche (*Q. sessiliflora* Lm.)	0.75	(0.53—0.96)
Eibe (*Taxus baccata* L.)	0.84	(0.74—0.94)
Zwetschenbaum (*Prunus domestica* L.)	0.79	(0.68—0.90)
Esche (*Fraxinus excelsior* L.)	0.76	(0.57—0.94)
Buche (*Fagus silvatica* L.)	0.75	(0.66—0.83)
Hainbuche (*Carpinus betulus* L.)	0.72	(0.62—0.82)
Birnbaum (*Pirus communis* L.)	0.72	(0.71—0.73)
Apfelbaum (*Pirus malus* L.)	0.75	(0.66—0.84)
Spitzahorn (*Acer platanoides* L.)	0.69	(0.56—0.81)
Feldahorn (*Acer campestre* L.)	0.68	(0.61—0.74)
Bergahorn (*Acer pseudoplatanus* L.	0.66	(0.53—0.79)
Akazie (*Robinia pseudacacia* L.)	0.72	(0.58 - 0.85)
Feldulme (*Ulmus campestris* L.)	0.69	(0.56—0.82)
Walnuss (*Juglans regia* L.)	0.68	(0.65—0.71)
Wachholder (*Juniperus communis* L.)	0.62	(0.53—0.70)
Platane (*Platanus occidentalis* L.)	0.65	(0.61—0.68)
Rosskastanie (*Aesculus hippocastanum* L.)	0.58	(0.52—0.63)
Salweide (*Salix caprea* L.)	0.53	(0.43—0.63)
Erle (*Alnus glutinosa* Gärtn.)	0.53	(0.42—0.64)
Aspe (*Populus tremula* L.)	0.50	(0.43—0.56)
Birke (*Betula alba* L.)	0.64	(0.51—0.77)
Linde, kleinblättrige (*Tilia parvifolia* Ehrh.)	0.46	(0.32—0.59)

Schwarzkiefer *Pinus laricio var. austriaca* Tratt.	0.57	(0.38—0.76)
Gem. Kiefer (*Pinus silvestris* L.)	0.52	(0.31—0.74)
Weisstanne (*Abies pectinata* DC.)	0.49	(0.37—0.60)
Fichte (*Abies excelsa* DC.).	0.48	(0.35—0.60)

[1]) Untersuchungen aus d. Forstbotan. Institut der Universität München III, 5, 1883. Ueber das Verhältnis des lufttrockenen Zustandes der Hölzer zum absolut trockenen Zustand derselben.

Von ausländischen Holzarten sei das Ebenholz (*Diospyros ebenum*) angeführt, dessen spezifisches Trockengewicht wie das anderer tropischer Hölzer grösser als 1 ist.

Wie man sieht, schwankt das Trockengewicht von Art zu Art und von Individuum zu Individuum innerhalb einer Spezies zwischen recht weiten Grenzen. Zum Teil mögen diese Schwankungen durch Unterschiede im Wassergehalt der Probestücke hervorgerufen sein, denn sie alle wurden im lufttrockenen Zustande untersucht, der infolge der Hygroskopizität des Holzes Fehler nicht ausschliesst. R. Hartig fand z. B., dass lufttrockenes Eichen-, Rotbuchen- und Birkenholz noch 8 %, Fichte, Kiefer und Lärche noch 10 % Wasser enthielten, welches durch Erhitzen auf 100° bis 105° sich austreiben liess. In der Hauptsache aber müssen die vorstehenden Gewichtsdifferenzen entweder in dem Gewicht der eigentlichen Holzsubstanz, der Membranen der Holzelemente, ihre Erklärung finden oder in dem Massenanteile, welchen Membranen und Hohlräume an einem gegebenen Holzstücke einnehmen. Das spezifische Gewicht jener Membranen hat man dadurch bestimmt, dass man sehr dünne Späne, aus denen durch Auskochen alle Luft sich leicht entfernen liess, in Salzlösungen von verschiedenem spezifischem Gewichte brachte. Das spezifische Gewicht der Flüssigkeit, in welcher sie weder sanken noch aufstiegen, sondern sich gerade schwebend erhielten, musste dem ihrigen gleich sein. Aus solchen Versuchen ergab sich für ganz verschiedene Hölzer annähernd die Zahl 1,56[1]) von welcher grössere Abweichungen nur bei stark verharztem Holze vorzukommen scheinen. Da somit alle Holzmembranen annähernd dasselbe Gewicht besitzen, muss die Ursache der Gewichtsverschiedenheiten der Hölzer in ihrem Bau gesucht werden. Je mehr feste Substanz in einem Raumteil Holz vorhanden ist, desto schwerer wird es sein. In der That fand R. Hartig die Laubhölzer substanzreicher als die spezifisch leichteren Nadelhölzer, so dass z. B. die Eiche 37,6, die Buche 36,6, die Birke 32,6 Volumprozente Holzsubstanz aufwiesen, die Kiefer dagegen nur 27,3 % und die Fichte nur 24,0 %. Die grössere Porosität, durch welche die Eiche und andere Laubhölzer infolge des Besitzes weiter Gefässe den Nadelhölzern gegenüber ausgezeichnet sind, wird ausgeglichen durch die daneben vorhandenen Holzfasern, welche bei fast verschwindendem Innenraume dickere Membranen besitzen als die Mehrzahl der Tracheiden des Nadelholzes. Den Praktikern sehr geläufig ist die Beurteilung der Holzgüte nach der Jahresringbreite. Im Frühholze herrschen Gefässe oder weite Tracheiden vor, während das Spätholz reicher ist an engen Elementen mit relativ mehr Holzsubstanz. Bei den ringporigen Laubhölzern nun, heisst es, wechselt die Breite der gefässreichen Frühzone nur wenig mit der Breite des Jahresringes, so dass ein Wachstum der letzteren vielmehr dem substanzreicheren Spätholze zu gute kommt. Breitere Ringe enthalten bei ringporigen Laubbäumen demnach schwereres Holz als engere. Das Umgekehrte wird für die Koniferen angegeben. Wachstum der Ringbreite, heisst es, bedeutet hier Zunahme an weitlumigen Tracheiden. Engringiges Nadelholz gilt daher im allgemeinen für schwerer als breitringiges. Bei zerstreutporigen Laubhölzern ist natürlich ein Zusammenhang zwischen Ringbreite und Holzgewicht weniger bemerkbar, doch schliesst sich hierin die Buche

---

[1]) Sachs, Abh. über die Porosität des Holzes. Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg. II. 1879. R. Hartig, Unters. a. d. Forstbot. Institut der Univers. München II. 1882. Omeis, Forstlich-naturw. Ztschr. 1895. 150. Er bestimmte mittelst Lösungen von salpetersaurem Calcium das spez. G. von Kiefernholzmembran zu 1.51 - 1.55; in einem stark verharzten Stück des Stockes 1.37. Eichhorn ib. 1895, 292. Roteiche 1.545—1.565.

z. B. den ringporigen Laubhölzern, die Birke den Nadelhölzern an.[1]) Wir werden später sehen, inwieweit jene praktische Regel bei genauerer Betrachtung sich bewahrheitet. Von botanischem Interesse sind besonders die Untersuchungen, welche über die Schwankungen des Holzgewichtes bei Individuen derselben Art und in den verschiedenen Regionen des Holzkörpers eines und desselben Exemplars angestellt wurden, weil sie uns mit sonst wenig beachteten anatomischen Eigenschaften der Bäume bekannt machen und weitere Beispiele für die Anpassungsfähigkeit des Baumes an die äusseren Verhältnisse liefern.

2. Die Nadelhölzer. Verhältnisse im Inneren eines und desselben Stammes.

Die Holzsubstanz, deren Anteil an einem Holzstücke dessen Gewicht bestimmt, setzt sich zusammen aus den Wänden der Tracheiden und der Markstrahlzellen, wozu noch das die Harzgänge auskleidende Parenchym kommt. Markstrahlzellen und sonstiges Parenchym aber spielen hier keine grosse Rolle in Bezug auf die Variationen des Holzgewichtes, da sie an Masse gegen die Tracheiden sehr zurücktreten. Wesentlich massgebend sind nur die letzteren und zwar kommen in erster Linie zwei Eigenschaften derselben in Betracht: ihre Weite und ihre Wanddicke. Ihr Inhalt kann vernachlässigt werden, da er, soweit sie nicht von Luft erfüllt sind, nur aus sehr verdünnten wässerigen Lösungen besteht.

Durch Tausende subtiler Messungen haben Sanio, Robert Hartig und andere festgestellt, dass in den verschiedenen Phasen des Baumlebens Tracheiden verschiedener Weite gebildet werden.

Ganz allgemein, bei allen untersuchten Stämmen der Fichten und Tannen und in allen Altersstufen erwachsener Bäume, nimmt im Schaft in einem und demselben Jahresring die Weite der Tracheiden bis zu einer gewissen Baumhöhe zu und dann wieder ab, so dass sie am Kronenansatz ungefähr der auf Brusthöhe gleich ist. Von dort an findet dann im Inneren der Krone eine rasche Abnahme der Tracheidenweite bis zur Baumspitze statt.

Es ist interessant, dass Bertog [2]) diese Gesetzmässigkeit am deutlichsten hervortreten sah, wenn nur die ersten fünf Tracheidenreihen eines jeden Jahresringes gemessen wurden. Ihre Weite erschien relativ unabhängig von den jeweiligen äusseren Verhältnissen, während die später gebildeten Elemente sowohl von Jahr zu Jahr als auch selbst innerhalb eines und desselben Jahres anscheinend von den äusseren Umständen abhängige Schwankungen erkennen liessen.

Als Beispiel für das Gesetz sei aus Bertogs Arbeit angeführt die Weite der Tracheiden eines Tannenstammes I. Klasse in verschiedenen Höhen des 105ten Jahresrings.

Die Masseinheit ist 0.00001 Quadratmillimeter.

Tracheidenweite	in	1,3 m	Höhe	= 95
"	"	4,5 m	"	= 98
"	"	7,7 m	"	= 100
"	"	10,9 m	"	= 101
"	"	14,1 m	"	= 109
"	"	17,3 m	"	= 108
"	"	20,5 m	"	= 99
"	"	23,7 m	"	= 84
"	"	26,9 m	"	= 48

[1]) Exner, Die technischen Eigenschaften der Hölzer. 134.

Die Länge der Tracheiden ändert sich in demselben Sinne wie ihre Weite, so dass die anfängliche Zunahme nach dem Kronenansatz hin und die folgende Abnahme innerhalb der Krone auch für ihre gesamte Grösse gilt. Die Wandstärken der fünf ersten Frühtracheiden eines Jahresringes einer Weisstanne betrugen nach Bertog:

in	1,3 m	Höhe	6,4	Mikromillimeter	(0.001 mm = 1).
„	4,5 m	„	4,9	„	
„	7,7 m	„	4,8	„	
„	10,9 m	„	4,5	„	
„	14,1 m	„	4,5	„	
„	17,3 m	„	4,5	„	
„	20,5 m	„	4,2	„	
„	23,7 m	„	4,2	„	
„	26,9 m	„	4,6	„	

Sie nehmen also mit der Höhe erst ab und weit oben wieder etwas zu.

Vergleichen wir mit diesen Daten die Angaben über die Aenderungen des spezifischen Trockengewichtes mit der Baumhöhe, so ergibt sich, dass sie dieselben im allgemeinen zu erklären vermögen.

Bei Kiefer, Fichte und Tanne nimmt unter mancherlei Schwankungen das spezifische Trockengewicht des Holzes mit dem Weiterwerden der Tracheiden von unten (Brusthöhe, etwas über 1 m) nach oben ab, um innerhalb der Krone wieder etwas zu steigen, und diese Erscheinung findet sich in allen Jahresringen und in Bäumen der verschiedensten Stärken; nur lassen manche Fichten innerhalb ihrer letzten Jahrzehnte eine Gewichtszunahme von unten nach oben erkennen und schwächere Tannen und Fichten zeigen den Gewichtszuwachs in der Krone nicht. Die Differenzen, um welche es sich hier handelt, illustrieren folgende Zahlen aus der grundlegenden Arbeit von R. Hartig[1]):

I. Spezifische Trockengewichte des Holzes einer 70 jährigen Lärche:
in 1,5 m Baumhöhe = 0,572; in 27,5 m = 0,492.

II. Spezifische Trockengewichte des Holzes einer 70 jährigen Kiefer:
in 1,5 m Baumhöhe = 0,506; in 20,1 m = 0,461.

III. Spezifische Trockengewichte des Holzes 95—110 jähriger Weisstannen:
in 1,5 m Baumhöhe = 0,447; in 22,3 m = 0,404; in 30 m = 0,449.

In ein und derselben Zuwachsperiode erzeugt das Cambium dieser Bäume also im Schafte unten schwereres Holz als oben. Aber auch das Alter des Baumes hat einen Einfluss auf die Produkte des Cambiums, der sich im Trockengewicht des Holzes ausspricht. Man erkennt ihn aus den beistehen- Kurven Bertogs,[2]) welche für Tanne und Fichte die Unterschiede im Trockensubstanzgehalte des in mehreren aufeinander folgenden Jahrzehnten gebildeten Holzes angeben. Die Zahlen I, II, III, IV bezeichnen die Stärke der untersuchten Stämme, so dass I die stärksten, IV die schwächsten, schon unterdrückten Individuen eines Bestandes angibt. Die vertikal unter einander gestellten Zahlen zeigen an, wieviel Gramm Trockensubstanz in 100 Cubikcentimetern frischen Holzes enthalten sind; die horizontale Zahlenreihe am Fusse der Tabelle bezeichnet das Alter (Fig. 54).

Wie man sieht, verlaufen die Linien für die Stämme verschiedener Stärken recht verschieden; als gemeinsame Gesetzmässigkeit lässt sich aber aus der Tabelle herauslesen, dass die Trockensubstanzmenge und damit das

[1]) R. Hartig, Das Holz der deutschen Nadelwaldbäume. Berlin 1885.
[2]) H. Bertog, Untersuchungen über den Wuchs und das Holz der Weisstanne und Fichte. Forstlich-naturw. Ztschr. 1895. 177.

Gewicht des Holzes der aufeinander folgenden Jahreszuwachse bei der Tanne anfänglich sinkt, dann unter mancherlei Schwankungen sich hebt, während die Fichte schon vom zweiten Jahrzehnte an eine Steigerung des Holzgewichtes erkennen lässt, die vom siebenten Jahrzehnte an mit zeitweiser Abnahme wechselt.

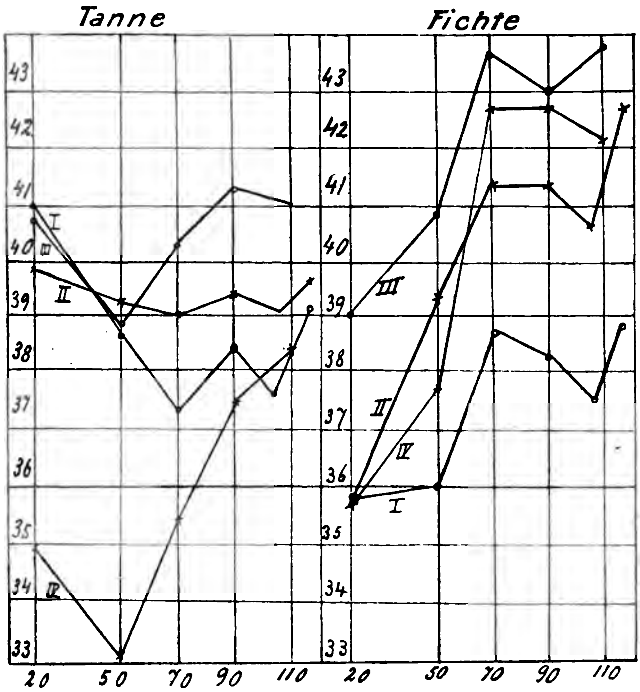


Fig. 54. Beziehungen zwischen Stammstärke, Alter und Holzgewicht bei Tanne und Fichte. Nach Bertog.

Bei der Kiefer beobachtete Omeis ein Steigen des Holzgewichtes bis zum 50. Jahre an den stärkeren Stämmen (I und II); bis zum 70. Jahre an den schwächeren (III und IV), während der unterdrückte Stamm V sich wie I und II verhielt. Von den genannten Jahren an trat Abnahme ein, die in der letzten Periode (90—110 Jahre) bei Stamm I und II bereits unter das Gewicht der ersten Periode (— 30 Jahre) hinunter führte. Bei der Lärche gibt Hartig ein Steigen des spezifischen Trockengewichtes bis ins fünfte Jahrzehnt an, dem dann Abnahme folgt.

Die anatomischen Verhältnisse, welche diesen Erscheinungen zu Grunde liegen, sind folgende. Die Tracheidenweite — wieder gemessen an den fünf ersten Frühtracheiden jedes Ringes — steigt zwar bei Fichte und Tanne vom 50. Jahre an bis in hohes Alter, aber der ungünstige Einfluss, welchen diese Vergrösserung der Hohlräume auf das Trockengewicht ausüben müsste, wird erstens dadurch wett gemacht, dass die Zellwände derselben Tracheiden in jedem folgenden Jahresringe dicker sind als im vorhergehenden und zweitens dadurch, dass mit dem Alter der prozentische Anteil der engen Elemente am Jahresring sich vergrössert. Dieser letztere Faktor spielt übrigens auch bei der Aenderung des spezifischen Trockengewichtes

mit der Baumhöhe eine Rolle. Der Prozentanteil der engen Elemente nimmt im selben Jahresringe nach oben ab, so dass auch hierdurch die entsprechende Abnahme des Trockengewichtes bedingt erscheint.

3. Die Nadelhölzer. Abänderungen von Individuum zu Individuum.

In keinem Fichten- oder Tannenbestande entwickeln sich alle Bäume völlig gleichmässig. Bald machen sich in ihrer Höhe und Stärke Unterschiede geltend, infolge deren einige die anderen überragend zum bestmöglichen Lichtgenusse gelangen, während die übrigen unter dem Schatten jener mit schwächeren Lichtintensitäten vorlieb nehmen und so in der Ernährung zurückstehen müssen. Welche der jugendlichen Hölzer später zu herrschenden, welche zu unterdrückten Stämmen werden, darüber entscheiden zum Teil äussere Umstände, zum Teil aber auch die natürliche Anlage der Pflanzen, die sich vielleicht in der von Bertog[1]) beobachteten grösseren Wandstärke der Tracheiden schon in den ersten Jahresringen der später herrschenden Stämme ausspricht.

Die Tracheidenweite der verschiedenen Stämme nimmt ganz allgemein zu mit ihrer Wuchskraft, so dass Bertog beispielsweise bei 10.9 m Höhe im 90. Jahresringe der vier von ihm aufgestellten Stammklassen seines 120jährigen Tannen- und Fichtenbestandes folgende Zahlen (in 0.00001 Quadratmillimetern) fand:

Tannen				Fichten			
I	II	III	IV	I	II	III	IV
97	94	64	79	115	84	77	67

Bei Kiefern beobachtete Omeis[2]) dieses regelmässige Wachstum der Tracheidenweite mit der Stammstärke nicht, obwohl auch hier der schwächste Stamm wenigstens die engsten Tracheiden besass.

Die Dicke der Tracheidenwände wächst bei Tannen und Fichten im selben Sinne wie die Tracheidenweite. In demselben Jahresringe zeigen die stärksten Stämme zugleich die weitesten und die derbwandigsten Tracheiden, wenn man die Messungen wieder an den im Beginn der Vegetationszeit gebildeten Elementen ausführt. Für die Kiefer liegen Zahlen von Omeis vor, welche wenigstens im Spätholz ebenfalls eine Zunahme der Tracheidenwanddicke mit der Stammstärke erkennen lassen.

Tanne (Bertog): (Mittelzahlen in 0.00001 mm.)				Fichte (Bertog): (Mittelzahlen in 0.00001 mm.)			
I	II	III	IV	I	II	III	IV
50	43	41	37	44	45	43	37

110jährige Kiefer (Omeis):
(Mittelzahlen in 0.00001 mm.)

	I	II	III	IV	V
Frühholz	27	31	31	30	31
Spätholz	65	59	47	55	51

Was die Konsequenzen dieser anatomischen Verhältnisse für die Holz-

[1]) l. c.
[2]) Omeis, Unters. des Wachstumsganges und der Holzbeschaffenheit eines 10jährigen Kiefernbestandes. Forstlich-naturw. Ztschr. IV. 1895.

qualität (spez. Trockengewicht) angeht, so würde die zunehmende Tracheidenweite das Holz der stärkeren Stämme verschlechtern, während gleichzeitig die zunehmende Wanddicke es zu verbessern strebt, und es käme für den Forstmann darauf an, das Verhältnis jener beiden Faktoren zueinander so zu regulieren, dass der letztere den ersteren möglichst überwiegt. Thatsächlich gestaltet sich die Sache so, dass bei den herrschenden Stämmen eines haubaren Fichten- und Tannenbestandes die Grössenzunahme der Tracheiden bedeutender ist, als das Wachstum ihrer Wandstärke, mit der höheren Stammklasse also die Holzqualität abnimmt. In 1000 cbcm frischen Holzes fand z. B. Bertog in der letzten Periode an Trockensubstanz

bei der Tanne:			bei der Fichte:		
I	II	III	I	II	III
391 g	395 g	410 g	379 g	428 g	438 g

Die unterdrückten Stämme (Klasse IV) wiesen eine Verschlechterung der Holzqualität auf, offenbar, weil bei ihrer mangelhaften Ernährung die Wanddicke so stark abgenommen hat, dass der Vorteil der geringeren Tracheidenweite verloren gegangen ist.

Die Messungen Bertogs beziehen sich, wie wiederholt hervorgehoben, nur auf die Frühtracheiden. Nun sind diese nicht die allein ausschlaggebenden Elemente, wennschon sie sich besonders dazu eignen, die vorhandenen Gesetzmässigkeiten zu illustrieren. Die Holzqualität hängt auch von den übrigen Tracheiden des Jahresringes ab, wobei wesentlich der Raum in Betracht kommt, welchen unter diesen die engen Elemente der sommerlichen Cambiumthätigkeit einnehmen. Der Anteil solcher enger Tracheiden am Jahresring beträgt nach Bertog für die herrschenden Stämme der Tanne (I—III) von Jugend auf ziemlich gleichmässig 34—35%, während der unterdrückte Stamm IV (mit 30%) hinter jenen zurückbleibt, so dass auch hieraus seine geringere Qualität sich erklärt. Unter den herrschenden Stämmen besitzt der stärkere Stamm den geringeren Prozentsatz an englumigen Sommertracheiden. Wie die Frühelemente, so sind auch die späteren bei ihm grösser als bei seinen weniger stark wachsenden mitherrschenden Genossen. Die Omeisschen Kiefern weichen im Verhalten der verschiedenen Klassenstämme von der Tanne und Fichte dahin ab, dass die beiden vorherrschenden Stämme das beste Holz (höchstes spezifisches Trockengewicht) besitzen, obwohl ihnen gleichfalls der höchste Prozentsatz an weitlumigen Tracheiden zukommt. Hier überragt der Einfluss der grösseren Wandstärke den der wachsenden Tracheidenweite.

Es wäre für Wissenschaft und Praxis von hohem Interesse, genaue Kenntnis darüber zu besitzen, in welcher Weise die in Rede stehenden Verhältnisse von den äusseren, durch die Kultur beeinflussbaren Lebensbedingungen der Bäume abhängen. An experimentellen Untersuchungen hierüber mit bestimmter Fragestellung mangelt es leider noch; indessen haben die forstlichen Erfahrungen das Material zu einer namentlich von Robert Hartig vertretenen Theorie geliefert, welche ihrer ökologischen Glaubwürdigkeit nach wohl auch physiologisch nicht ohne Berechtigung sein wird. Die Theorie knüpft an die Auffassung an, dass die weitlumigeren Elemente eines Jahresrings vorwiegend dazu bestimmt seien, der Wasserleitung zu dienen, wie sie ja thatsächlich aus rein physikalischen Gründen dem Wasser einen rascheren Durchtritt gestatten. Das Wasserbedürfnis, wird weiter angenommen, beeinflusst die Cambiumprodukte in der Weise, dass dieselben bei starker Transpiration sich zu weitlumigen Elementen

ausbilden, bei schwächerer aber enger bleiben. In welcher Weise dieser Einfluss ausgeübt wird, bleibt dahingestellt; wir müssen aber hier, wie bei den analogen Versuchen zur Erklärung der Jahresringbildung, wohl annehmen, dass es sich nicht um einen einfach physikalisch direkt erklärbaren Vorgang handelt, sondern um eine Reizwirkung. Nicht einzubeziehen in diese Erklärung ist der Unterschied in der Weite zwischen den Früh- und den letzten Spättracheiden desselben Jahres. Dieser stellt eine erbliche Eigentümlichkeit der Nadelhölzer dar, die durch äussere Umstände nicht wesentlich beeinflusst wird.

Nach der obigen Theorie ist also die stärkere Transpiration der herrschenden Stämme eines Fichten- oder Tannenbestandes die Ursache der Bildung weitlumiger Tracheiden und der geringeren Holzqualität. Auf dieselbe Weise erklärt R. Hartig einerseits das Sinken der letzteren bei Bäumen, welche durch Abhieb des Mutterbestandes etc. freigestellt werden; andrerseits ihr Steigen, wenn isoliert erwachsene Fichten später einen geschlossenen Bestand bilden. Im ersten Falle steigt die anfangs schwächere Transpiration durch die Bestandesänderung, im letzteren sinkt dieselbe herab. In beiden Fällen ändert sich die Volumzunahme der Stämme im umgekehrten Sinne wie die Holzgüte, sodass hier der Satz der Praktiker über den Zusammenhang zwischen dieser und der Jahresringbreite zutrifft.

Dies ist indessen nicht immer der Fall.

Wird durch Fällung einiger lästiger Nachbarstämme einem bisher im Druck gestandenen Baume Raum geschafft, so verbessert man, meint Hartig [1]), seine Ernährungsbedingungen ohne gleichzeitig die Transpiration wesentlich zu vergrössern. Es erfolgt dann eine Verstärkung des Zuwachses ohne Verringerung der Holzgüte, da zwar die Tracheidenweite zunimmt, aber gleichzeitig auch die Tracheidenwandstärke. Umgekehrt fällt bei allzu stark unterdrückten Bäumen Abnahme des Zuwachses mit Holzverschlechterung zusammen, weil die Tracheiden zwar enger werden, infolge der schlechten Ernährung aber gleichzeitig ihre Wandstärke allzusehr abnimmt.

Erwähnt sei noch, dass H. Mayr [2]) das Verhältnis zwischen Holzgüte und Zuwachsgrösse in Beziehung zu dem Klima bringt. „Ein Breiterwerden der Jahresringe“ meint er, „bedingt bei allen Holzarten eine Verbesserung im spezifischen Gewichte des Holzes, solange man beim Anbau einer Holzart dem wärmeren Optimum derselben sich nähert, während ein Breiterwerden der Jahresringe eine Verschlechterung im spezifischen Gewichte nach sich zieht, sobald man beim Anbau einer Holzart vom Optimum hinweg in wärmere Standorte sich begibt.“ Für Lärche, Fichte und Tanne ist, nach Mayr, in den wärmeren Klimastrichen Deutschlands das Wärmeoptimum dieser Holzarten überschritten; ihr Holz wird deshalb in der Regel mit Verbreiterung der Jahresringe leichter. Für Laubhölzer sind dieselben Landstriche das Optimum selbst oder kühler als dieses. Bei ihnen steigt im allgemeinen mit dem grösseren Zuwachs die Holzgüte. Gibt man aber unsern Laubhölzern ein Klima, das wärmer ist, als ihr Optimum, z. B. ein subtropisches, so zeigen auch sie mit der Jahresringverbreiterung Holzverschlechterung, die anatomisch darin begründet ist, dass die Verbreiterung hauptsächlich dem weitlumigeren Teile der Ringe zu Gute kommt.

---

[1]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen 1891.
[2]) Das Harz der Nadelhölzer etc. 1894. p. 66.

4. Die Laubhölzer.

Das spezifische Trockengewicht der Laubhölzer hängt, ihrem mannigfaltigeren anatomischen Bau entsprechend, ab von den Massenanteilen, welche die weiten Gefässe und Tracheiden (Leitungsgewebe), die verhältmässig dünnwandigen Zellen der Markstrahlen und des Holzparenchyms (Speichergewebe) und die starkwandigen Holzfasern (Festigungsgewebe) in ihnen ausmachen, und ferner von der Grösse des Innenraumes aller dieser Elemente. Unsere Kenntnisse hierüber beruhen wiederum namentlich auf den Untersuchungen Sanios [1]) und Robert Hartigs [2]), denen Andere [3]) sich

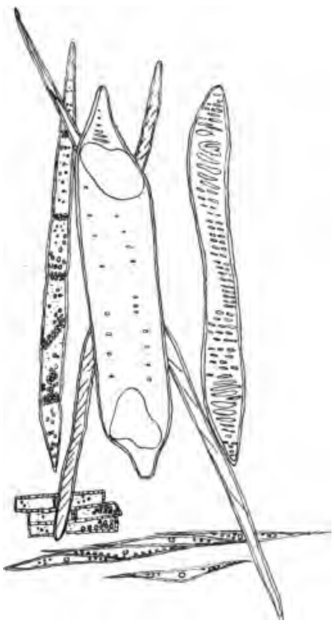


Fig. 55. Holzelemente (zwei Gefässglieder, eine Tracheide mit unkenntlich gewordenen Hoftüpfeln, zwei Holzfasern und eine faserförmige Reihe von Holzparenchymzellen). Unten quer Markstrahlzellen. Aus dem Holze einer 140jährigen Rotbuche isoliert. Stark vergrössert. Nach R. Hartig.

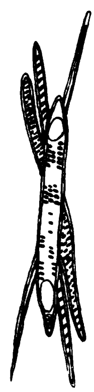


Fig. 56. Durch Maceration isolierte Elemente (Gefässglieder, Tracheide, Holzfaser) aus dem Holze einer 5 bis 6 jährigen Rotbuche. In gleicher Vergrösserung wie Fig. 55. Nach R. Hartig.

anschlossen. Leider erstrecken sie sich zur Zeit erst auf wenige Baumarten. Im einzelnen Baume sind bei der Stieleiche, Traubeneiche, Roteiche und Buche die Elementarorgane in der Jugend kleiner als später, sodass schon Theodor Hartig erkannte, dass das Holz jüngerer Buchen um $^1/_4 - ^1/_3$

---

[1]) Bot. Zeitung 1863.

[2]) Holz der Rotbuche. Von R. Hartig u. R. Weber. 1888. Ferner verschiedene Aufsätze in den Jahrgängen 1893 u. 1894 u. 1895 der forstlich-naturw. Zeitschrift über das Holz der Eichen, der canadischen Pappel und der Robinie.

[3]) Eichhorn, Holz der Roteiche. Forstlich-naturw. Ztschr. 1895. Stauffer, Holz der Birke. ib. 1892. Schneider, Zuwachsgang und anatom. Bau der Esche. ib. 1896.

engere „Holzröhren“ besitze, als das jüngere Holz älterer Baumteile. R. Hartig fand in fünfjährigen Buchen die Holzelemente nur etwa halb so lang als im 120 jährigen Alter bei bis zum 60. Jahre rascher, dann langsamerer Grössenzunahme. Vom 120. Jahre an verringert sich ihre Länge wieder. Stets waren die Holzfasern am längsten, die einzelnen übereinanderliegenden Glieder der Gefässe am kürzesten und die Verlängerungen beider erfolgten in demselben Verhältnis. Analog jenen Längen ändert sich die Weite der Elemente und dies ist für die Holzqualität von Bedeutung. Die Gefässe erweiterten sich von 0,05 mm Durchmesser im 1.—30. Jahre auf 0,064 mm vom 30.—60. Jahre, um diese Grösse dann bis zum höchsten Lebensalter zu behalten. Bei der Stiel- und Traubeneiche, deren Holz nach R. Hartig, beiläufig bemerkt, charakteristische Unterschiede nicht aufweist, fand dieser Forscher, dass im 80. Jahre die Maximalgrösse der Holzelemente erreicht wurde und dann erhalten blieb, um nicht wieder abzunehmen. Bemerkenswert ist ferner die Zunahme der Anzahl der Gefässe auf 1 Quadratmillimeter Fläche mit dem Alter. R. Hartig gibt z. B. bei einem 120 jährigen Buchenstamm in 1,3 m Höhe an:

im Alter von	0—30 Jahren	85 Gefässe	auf	1 □mm	Querschnittsfläche.
im Alter von	30—60 „	110 Gefässe	„	1 □mm	„
im Alter von	60—90 „	140 Gefässe	„	1 □mm	„
im Alter von	90—120 „	135 Gefässe	„	1 □mm	„

Für die Stiel- und Traubeneiche gibt Hartig weiter an, das in jugendlichen Pflanzen der prozentische Anteil der Holzfasern am jährlichen Zuwachs mehr ausmache als später, und dass die bis zum 80. oder 100. Lebensjahre zunehmende Entwickelung der parenchymatischen Holzelemente in der Jugend sehr gering sei. Aehnliches findet nach Eichhorn bei der Roteiche statt.

Alle die genannten Faktoren vereinigen sich zu einer Verringerung des spezifischen Trockengewichtes des in den späteren Perioden des Baumlebens gebildeten Holzes gegenüber den Produkten der Jugend. Die Qualität eines Stammes erscheint um so besser, je jünger er ist. Hieraus entnimmt Hartig eine interessante Erläuterung zu der praktischen Regel für die Laubhölzer, wonach breitere Jahresringe bessere Qualität bedeuten. Eine 100 jährige breitringige Eiche auf sehr gutem Boden, führt er aus, hat bei gleicher Erziehungsart dasselbe Holz etwa wie eine hundertjährige Eiche, die auf geringerem Boden nur schmale Ringe ausbildet. Bei dem grossen Dickenunterschied der beiden Bäume ist aber der letztere vielleicht erst mit 200 Jahren haubar, während der erste in der Hälfte dieser Zeit die nötige Stärke erreicht hat. Zur Zeit der Haubarkeit ist also der schmalringige Stamm viel älter als der breitringige und deshalb seine Holzqualität geringer als die des letzteren; nicht aber, weil irgend ein Zusammenhang zwischen Zuwachsgrösse und Holzqualität bestünde.

Für die Abänderung der Holzqualität von unten nach oben im Stamme der Buchen und unserer Eichen ist nach Hartig massgebend der prozentische Anteil weitlumiger und englumiger Elemente am Holz. Im allgemeinen nimmt der Anteil der letzteren von oben nach unten zu, so dass im Wurzelstock nahezu das schwerste Holz sich befindet, von da aus nach oben aber ein Leichterwerden eintritt. Innerhalb der Baumkrone nehmen die weiten Elemente nach oben in der Regel schneller ab als die engen, so dass hier das Holz nach oben schwerer wird. Gut illustriert werden diese Verhältnisse durch die Angaben Hartigs über den Gehalt des Buchenholzes an Gefässen in verschiedenen Baumhöhen. In Brusthöhe zählt er 115 Ge-

fässe im Quadratmillimeter der Querschnittes; bei 10,7 m Höhe ihrer 175. Unter Berücksichtigung der Stammumfanges an den beiden Stellen berechnet sich die absolute Anzahl der Gefässe des ganzen Jahresringes eben daselbst auf 200100 und 197750 d. h. sie bleibt sich ziemlich gleich. Die Differenz ist so klein, dass sie den Fehlern der Zählmethode zugeschrieben werden darf. Die grössere Anzahl der Gefässe im Quadratmillimeter eines Jahresringes im oberen Schaftteil erklärt sich daraus, dass wegen der Abnahme des Flächenzuwachses von unten nach oben die gleiche Anzahl von Gefässen nach oben hin sich auf einen kleineren Raum zusammendrängen muss. Innerhalb der Baumkrone sinkt die absolute Anzahl der Gefässe im Jahrringe rapid herab, weil in jedem Ast eine Anzahl von Gefässen gewissermassen ausbiegt, um dessen Blätter mit Wasser zu versorgen. In einer Baumhöhe von 21,1 m fanden sich daher nur noch 57750 Gefässe im Querschnitt eines Jahresringes gegenüber 200000 im astlosen Schaft. Uebrigens ist diese Abnahme der absoluten Gefässzahl innerhalb der Krone nicht die Ursache ihres höheren Holzgewichtes, da sie durch das dichtere Zusammenrücken der Gefässe auf dem Querschnitt kompensiert wird. Jene Verbesserung der Holzqualität rührt vielmehr her von der raschen Grössenabnahme der Gefässe innerhalb der Krone. Ihre Weite sinkt hier von 0,003 Quadratmillimeter im Schaft auf 0,002 und selbst auf 0,001 Quadratmillimeter herab. In mancher Beziehung anders als die Buche verhält sich die Birke. Bei ihr steigt nach STAUFFER [1]) das Holzgewicht mit dem Baumalter, also von innen nach aussen im Stamme, weil die Wanddicke der Holzfasern mit jedem Jahre zunimmt, während der Anteil der Gefässräume und des Parenchyms sich verkleinert. Von unten nach oben im Stamme nimmt das Holzgewicht aus denselben Gründen ab wie bei der Rotbuche d. h. weil trotz des Gleichbleibens der absoluten Gefässzahl im ganzen Jahresringe nach oben hin im Quadratmillimeter des Querschnittes mehr Gefässe sich zusammendrängen.

In der Baumhöhle von	1,3 m	fanden sich im □mm	55 Gefässe.	Im ganzen Ring 46 050
„ „ „ „	3,5 m	„ „ „ „	72 „	„ „ „ 45 590
„ „ „ „	5,7 m	„ „ „ „	80 „	„ „ „ 46 576
„ „ „ „	7,9 m	„ „ „ „	82 „	„ „ „ 48 937
„ „ „ „	10,1 m	„ „ „ „	124 „	„ „ „ 43 970
„ „ „ „	12,1 m	„ „ „ „	221 „	„ „ „ 27 249

In der Baumkrone sinkt die Gefässzahl beträchtlich. Trotzdem nimmt bei der Birke hier die Holzqualität nicht zu, weil gleichzeitig der Anteil des Parenchyms am Holze wächst und die Wanddicke der Holzfasern sich verringert.

In den bisher besprochenen Unterschieden in der Grösse und Verteilung der Elementarorgane des Holzes und den damit zusammenhängenden Differenzen im spezifischen Trockengewichte der verschiedenen Regionen im Holzkörper eines und desselben Baumes kommen innere Eigenschaften zum Ausdruck, welche erblicher Natur zu sein scheinen, wenngleich sie durch äussere Einflüsse modifiziert werden können. Schärfer tritt die Einwirkung der letzteren hervor beim Vergleich verschiedener Klassenstämme untereinander oder von Exemplaren, die unter verschiedenen Verhältnissen erwachsen sind. Die Stammklassen eines geschlossenen Buchenbestandes zwar zeigten, nach R. HARTIG, keine konstanten Verschiedenheiten in Struktur und Holzgewicht; nach Lichtstellung vorher im Schlusse erwachsener Rotbuchen

---

[1]) Forstlich naturw. Ztschr. 1892. 145 auch R. HARTIG, Unters. a. d. forst-bot. Institut in München II, 60.

aber trat mit dem gesteigerten Zuwachs des unteren Baumteiles eine gleichzeitige Qualitätsverbesserung ein, da die Gefässzahl der nächsten Jahresringe in bedeutend geringerem Masse zunahm als ihre Fläche. Bei Verdoppelung der ersteren verfünffachte sich die letztere. Die Gefässe treten daher mehr auseinander; auf 1 Quadratmillimeter Fläche fielen deren jetzt statt der früheren 140 nur 63. Da die Zwischenräume zwischen den Gefässen zum grossen Teil durch Holzfasern ausgefüllt werden, ist dies der Grund, weshalb das Holz der breiten Ringe des Lichtungszuwachses bedeutend, im vorliegenden Falle um 16,7 % schwerer ist, als das engringigere vor der Lichtstellung entstandene.

In ganz freiem Stande erwachsene Buchen besitzen besseres Holz als Schlussbuchen gleicher Stärke, weil sie aus jüngerem Holze bestehen. Bei gleichem Alter ist die Holzqualität der breitringigen Freistandsbäume keine andere als die der engringigeren Bestandesbuchen. Einige Beobachtungen Hartigs zeigten sogar bei letzteren eine etwas höhere Holzgüte als bei den anderen.

Als äussere Faktoren, welche die anatomische Struktur der Laubhölzer in der bezeichneten Weise beeinflussen, nennt Hartig [1]) wie bei den Nadelhölzern Ernährung und Transpiration. Durch starke Transpiration gesteigertes Wasserbedürfnis, meint er, veranlasst auch die Laubbäume zur Bildung von viel Leitungsgewebe, also von weitlumigen, das Holzgewicht verringernden Elementen; daher die hohe Holzgüte der mittleren Bestandeseichen, die relativ geringe sehr vollkroniger Freistandsbäume. Je mehr die Verdunstung durch Ueberschirmung, seitlichen Schutz, Luftfeuchtigkeit (Lage in Thalmulden, Schutz gegen austrocknende Winde), Ausästung vermindert wird, um so weniger Leitungsgewebe kommt zur Ausbildung, um so höher ist der prozentische Anteil des Festigungsgewebes am Holz, um so besser also das Holz, gleichbleibende Gunst der Ernährungsverhältnisse vorausgesetzt. Gute Ernährung vermehrt die Menge der dem Baume zur Verfügung stehenden Baustoffe; er verwendet dieselben aber erst dann zur Bildung von Holzfasern, wenn sein Bedürfnis nach Leitungsbahnen befriedigt ist. „Das Festigungsgewebe“, so drückt sich Hartig aus, „bildet gleichsam den Ueberschuss der Produktion über den Bedarf der Bäume an Leitungsgewebe. Je mehr also der Zuwachs gefördert wird ohne entsprechende Steigerung der Verdunstung, um so besser wird das Holz sein.“

5. Vorliegende Experimentaluntersuchungen über den Einfluss äusserer Einwirkungen auf die Holzstruktur.

Schon oben wurde darauf hingewiesen, das Hartigs Theorie über den Zusammenhang zwischen Holzstruktur, Transpiration und Ernährung eine grosse innere Wahrscheinlichkeit besitzt. Bei allem Werte aber, welchen man den Beobachtungen der Forstmänner beilegen muss, vermögen sie doch nicht vollständig das Experiment zu ersetzen, welches in eng begrenztem Rahmen unter genauer Berücksichtigung aller in Betracht kommender Nebenbedingungen der Natur unsere Fragen vorlegt. In dieser Richtung ist erst sehr wenig geschehen, obwohl man schon seit lange auf die Abhängigkeit anatomischer Verhältnisse von der Umgebung aufmerksam geworden ist.[2]) Die Einwirkung der Transpiration auf die Ausbildung der pflanz-

[1]) Untersuchungen des Baues u. der technischen Eigenschaften des Eichenholzes. Forstlich-naturw. Ztschr. 1895.

[2]) Vesque, Sur les causes et les limites des variations de la structure des végétaux (Ann. agron. T. IX, u. T. X u. botan. Centralblatt. Bd. 18. p. 259—262).

lichen Gewebe hat z. B. F. KOHL [1]) zum Gegenstande einer Arbeit gemacht. Die leider nicht an Bäumen angestellten Versuche lehren, dass mit gesteigerter Transpiration die Dicke der Cuticula und die Behaarung zunimmt, die intercellularen Lufträume der Rinde sich verkleinern, dass endlich Zahl und Durchmesser der Gefässe mit der wechselnden Transpiration zu und abnehmen. Diese letztere Erscheinung würde eine direkte Bestätigung der HARTIG'schen Theorie sein. Weniger leicht verständlich ist der von KOHL gefundene Einfluss der Transpiration auf Festigungsgewebe (Collenchym und Sklerenchym), die bei feuchtem Boden, aber trockener Luft sich kräftiger als in feuchter Atmosphäre oder bei gänzlichem Feuchtigkeitsmangel entwickelten. Nicht direkt hier verwertbare Aenderungen der Holzstruktur infolge äusserer Einwirkungen zeigt die von WIELER [2]) beobachtete Erscheinung, dass bei kleinen Robinien und Traubeneichen, die in Nährlösungen gehalten worden waren, an Stammteilen, die unter Wasser oder in sehr feuchter Atmosphäre verweilten, das neue Holz ärmer an Holzfasern wurde und seine Elemente in der Richtung des Radius sich abnorm erweiterten.

Interessant ist, dass WIELER [3]) auch durch chemische Einwirkungen anatomische Veränderungen erzielen konnte. In den Sprossen von *Phaseolus multiflorus,* der gemeinen Stangenbohne, und *Vicia faba*, der Puffbohne, blieben die Gefässe kleiner, wenn die Pflanzen in phosphorsäurefreien oder mannit-, rohrzucker-, gummi-, kalisalpeter- oder kaliumcitrathaltigen Lösungen gezogen wurden, ohne, dass die Verkleinerung der Gefässquerschnitte in Beziehung zu der osmotischen Kraft der betreffenden Lösung gestanden hätte.

Endlich sei hier noch der Untersuchungen CIESLARS [4]) über das Rotholz gedacht. Bei Fichten und Tannen kommen an Randstämmen und solchen, welche wegen zu grosser Nähe von Nachbarstämmen eine einseitig entwickelte Krone tragen, an der stärker bekronten Stammseite, ferner an der Unterseite horizontaler Aeste eigentümliche dunkel- bis braunrot gefärbte Holzpartieen vor, welche unter dem Namen Rotholz bekannt sind. Sie sind anatomisch charakterisiert durch ihre Zusammensetzung aus sehr dickwandigen Tracheiden von kreisrundem oder elliptischem, aber nie, wie im übrigen Holze, vier- bis sechseckigem Querschnitt, sind wasserarm und besitzen ein hohes spezifisches Trockengewicht. CIESLAR fand, dass man die Bildung solchen Rotholzes nach Belieben durch Biegung des Gipfeltriebes von Fichten und Tannen in horizontale Lage hervorrufen kann. Es tritt dann an dem vertikal bleibenden Teile der gebogenen Sprosse auf und zwar auf der Unterseite der Biegung. Gleichzeitig erfolgt eine ausserordentliche Förderung des Dickenwachstums ebendaselbst.

Veränderungen der anatomischen Struktur der Blätter und Sprosse von Kiefern, Buchen, Eichen und Birken unter dem Einflusse einer Tag und Nacht über andauernden elektrischen Beleuchtung beschrieb GASTON BONNIER [5]). Sie sind pathologischer Natur. Hier sei deshalb nur erwähnt, dass mangelhafte Verholzung dabei eine Rolle spielt und dass die nur 12 Stunden täglich elektrisch beleuchteten Pflanzen weniger verändert erschienen als die vorgenannten.

---

[1]) Die Transpiration der Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe. Braunschweig 1886. Versuchspflanzen waren *Tropaeolum*, *Hedera*, *Lamium album*, *Phragmites* u. A.

[2]) Ueber Anlage u. Ausbildung von Libriformfasern in Abhängigkeit von äusseren Verhältnissen. Bot. Ztg. 1889. 517.

[3]) Ueber Beziehungen zwischen dem sekundären Dickenwachstum u. den Ernährungsverhältnissen der Bäume. THARANDER, forstliches Jahrbuch. Bd. 42. 1892.

[4]) Centralblatt f. d. gesamte Forstwesen. April 1896.

[5]) Comptes rend. h. des séances de l'acad. des sciences T. CXV. 1892. p. 447 und 475.

Kapitel IX.

Die Verkernung.

Bei vielen Stämmen und Zweigen sind die äussersten Teile des Holzkörpers von seinen inneren Partieen auffallend verschieden. Oft erscheint der aus den jüngeren Jahresringen bestehende Holzmantel nur feuchter als das ältere Holz; in anderen Fällen aber besitzt das letztere auch eine ganz andere Farbe und ein anderes spezifisches Gewicht als jenes, und gerade die Farbe verleiht ihm oft besondere technische Bedeutung. So finden sich die wertvollen Stoffe der Farbhölzer im inneren Holze, das früher ungefärbt war.[1]) Solche abweichend gefärbte centrale Holzteile bezeichnet man als Kern, während nur trocknere, aber sonst nicht auffallend veränderte innere Jahrringkomplexe Reifholz genannt werden können. Die äusserste, gewöhnlich wasserreiche Holzschicht heisst Splint. Splint, Reifholz und Kern können in demselben Stamme nebeneinander vorkommen, so z. B., nach Nördlinger[2]), bei der Ulme und dem Pulverholz; bei Eiche und Apfelbaum lassen sich nur Splint und Kern, bei der Rottanne und dem Weissdorn nur Splint und Reifholz unterscheiden. Bei Spitzahorn und Pimpernuss tritt für die Beobachtung mit unbewaffnetem Auge ein wesentlicher Unterschied zwischen Splint und Kern nicht hervor. In solchem Falle nennt man den Baum Splintbaum. In der folgenden Tabelle sind nach Nördlingers Angaben einige Hölzer nach den bezeichneten Eigenschaften zusammengestellt.

Splintbäume.	Kernbäume.	Reifholzbäume.
Acer negundo L.	*Acer tataricum*	*Acer campestre*
Acer platanoides	*Acer dasycarpum*	*Fagus silvatica*
Acer pseudoplatanus	*Quercus sp.*	*Tilia parvifolia* (in alten Stämmen „falscher Kern“)
Aesculus hippocastanum	*Berberis vulgaris*	*Sorbus torminalis*
„ *rubicunda*	*Castanea vesca*	*Crataegus oxyacantha*
Alnus glutinosa	*Cornus mas*	*Picea excelsa*
Alnus incana	*Cornus sanguinea*	*Abies pectinata.*
Betula alba	*Juglans regia*	
Carpinus betulus	*Juniperus communis*	**Kern-reifholzbäume.**
Corylus Avellana	*Larix decidua*	*Rhamnus frangula*
Populus tremula	*Pinus austriaca*	*Ulmus campestris*
Sambucus nigra	*Pinus montana*	*Evonymus europaeus*
Sambucus racemosa	*Pinus strobus*	*Fraxinus excelsior*
	Populus sp. ausser *tremula*	*Salix caprea*
	Prunus sp.	
	Robinia pseudacacia	
	Taxus baccata	

---

1) Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. Leipzig 1873.
2) Technische Eigenschaften der Hölzer.

Die Breite der verschiedenen Zonen schwankt bei den genannten Hölzern zwischen weiten Grenzen. Beispielsweise kann der Splint bei der Kiefer 25, aber auch 80 Jahre umfassen, während er bei der Silberpappel sich nur über etwa 7 Ringe erstreckt.

Ueberhaupt folgt, wie bei Kiefer und Fichte speziell von SCHWAPPACH[1]) und R. HARTIG[1]) festgestellt wurde, die Grenze zwischen Splint und Kern weder in den verschiedenen Baumhöhen noch in demselben Querschnitt einem bestimmten Jahresringe. Selbst innerhalb desselben Querschnitts kann sie um eine ganze Anzahl von Jahren schwanken. Auch geht die Breite des Splintes nicht immer mit der Anzahl der ihn bildenden Jahresringe parallel. Bei der Kiefer z. B. nimmt die Zahl der Splintringe von unten nach oben ab; da aber die Ringbreite bekanntlich von unten nach oben zunimmt, so finden sich unten in derselben Splintbreite mehr Ringe als oben. Bei Fichte und Tanne nimmt der Querflächeninhalt des Splints von unten nach oben anfangs schnell, dann bis in die Nähe der Krone langsamer, innerhalb der letzteren wieder sehr schnell ab. Die Breite des Splintes vermindert sich etwa bis zur Mitte des kronenfreien Schaftes von unten auf. Von da an nimmt sie wieder zu, trotz der Abnahme der in den Splint fallenden Jahresringe. Interessant ist, dass die Ausbildung des Splintes sich nach der Stärke der Belaubung zu richten scheint. Schon STRASBURGER[2]) hat dies ausgesprochen und BERTOG[3]) nähere Daten dafür gewonnen. BERTOG bestimmte die Grösse von Fichten- und Tannenkronen durch Wägung des Grünreisigs. Dabei ergab sich für die untersuchten vier Fichtenklassenstämme:

I	enthielt	im	Schaftinhalt	52,3 %	Splint	und	ergab	auf	1 cbm	Schaft	74	k	Grünreisig.
II	„	„	„	52 %	„	„	„	„	1 cbm	„	57,9	k	„
III	„	„	„	46,8 %	„	„	„	„	1 cbm	„	48,6	k	„
IV	„	„	„	46,5 %	„	„	„	„	1 cbm	„	41,4	k	„

Man sieht, dass der grösseren Krone der Stämme I und II auch der höhere Anteil des Splints am Holzkörper entspricht. Auch bei den Traubeneichen des Spessart fand ROBERT HARTIG[4]) die absolute Splintbreite um so grösser, je stärker der Stamm und dementsprechend die Baumkrone war, und mit dem Alter bei den dominierenden Stämmen deutlich in Zunahme begriffen. Bei Tannen besteht nach BERTOG der obige Zusammenhang zwischen Kronengrösse und Splintbreite nicht. Der Splint ist, wie wir sehen werden, der Teil des Holzkörpers, in welchem sich die von den Blättern erzeugten Baustoffe ablagern, soweit sie nicht direkt verbraucht werden; ausserdem fällt ihm die Aufgabe zu, das Wasser aus den Wurzeln zur Krone zu leiten. Beide Umstände sind zur Erklärung dieses Zusammenhangs herangezogen worden; doch ist zu beachten, dass jene Leistungen nicht nur von der Quantität, sondern auch der Qualität des Splintes abhängen.

Eine mehr mit dem physiologischen Verhalten von Splint und Kernholz übereinstimmende, aber weniger auf äusserliche Merkmale gegründete Definition dieser Begriffe hat STRASBURGER gegeben. Er versteht unter Kernholz den Teil des Holzkörpers, welcher keine lebenden Elemente mehr enthält, ganz abgesehen von seiner sonstigen Beschaffenheit. Da es auch, abgesehen von der Kernholzfrage, interessant ist, zu wissen, wie tief ins Innere von Baumstämmen hinein Leben und Atmung sich

---

[1]) Cit. bei BERTOG. Forstlich-naturw. Ztschr. 1895. 108.
[2]) l. c.
[3]) Wuchs u. Holz der Weisstanne u. Fichte. Forstlich-naturw. Ztschr. 1895.
[4]) Untersuchungen über Wachstumsgang und Ertrag der Eichenbestände des Spessartes. Forstlich-naturw. Ztschr. 1893. 249.

erstrecken, so will ich einige Angaben STRASBURGERS über diesen Punkt hier anführen. Dieser Forscher konnte bei einer sechzigjährigen Fichte lebende Markstrahlzellen durch 24 Jahresringe hindurch von aussen nach innen verfolgen, vom 12. Jahresring ab allerdings in abnehmender Anzahl. Die Breite dieser lebenden Zone betrug 5,5—3,6 cm, während der restierende tote Teil des Holzes einen Halbmesser von 12,5—6,3 cm hatte. In einem auf sehr nassem Boden erwachsenen Kiefernstamm fanden sich noch bis zum 36. Jahresring von aussen vereinzelte lebende Elemente. In Uebereinstimmung hiermit gibt MÄRKER (Forstliche Blätter 1885) an, dass die äusserlich erkennbare Kernbildung durchschnittlich etwa im 30. Jahre beginne. Im Extrem konnte er indessen selbst 76 Splintringe zählen. Bei einem 30 cm dicken Stamm der Korbweide (*Salix viminalis*) reichte nach STRASBURGER die Stärke, und somit das Leben, bis in den siebenten, bei einer 124 jährigen Buche reichlich bis zum 30., in abnehmender Menge aber noch bis zum 80. Jahresring von aussen.

Im allgemeinen reicht nach STRASBURGER der Splint sowohl seinem Durchmesser als der Zahl der Jahresringe nach innerhalb der Wurzeln am tiefsten in den Holzkörper hinein. Im Schaft ist er dicker als in den Aesten, obwohl er in den letzteren oft mehr Jahresringe umfasst. Endlich überwiegt nach vielfachen, zum Teil von STRASBURGER citierten Beobachtungen das Kernholzprozent der Kiefer im Kronenabschnitt.

Bezüglich der Entstehung des Kernholzes muss man zunächst zwischen gesundem und krankhaftem Kern unterscheiden. Der erstere entsteht bei den Kernbäumen infolge regelmässig und normal sich abspielender Vorgänge im Holzkörper, während die Bildung des kranken, auch falschen Kerns eine Folge krankhafter, gewöhnlich von einer Wunde, z. B. einem Aststumpf, ausgehender Zersetzungsprozesse ist. Dabei wird Holzsubstanz zerstört, so dass das krankhafte Kernholz in der Regel leichter ist, als gesundes Holz. Ein falscher Kern tritt z. B. bei alten Rotbuchen auf. Ferner ist in diese Rubrik zu rechnen der bei unterdrückten Weisstannen sich findende wasserreiche Kern, der nach E. MER[1]) zusammen mit excentrischem Wuchs das Auftreten von Frostrissen begünstigt und schliesslich Anlass zur Herzfäule geben kann.

Das Gewicht des normalen Kernholzes folgt keinem allgemeinen Gesetze.[2]) Dass es bei Eiche, Kiefer und Lärche grösser ist als das des Splintholzes, rührt zum Teil jedenfalls daher, dass das in früheren Lebensperioden gebildete Holz auch ohne Verkernung schwerer sein kann, als das der späteren Jahre; doch würden auch die gleich zu besprechenden imprägnierenden Substanzen eine Rolle bei der Gewichtsveränderung spielen. Für die Kiefer gibt SCHWAPPACH[3]) an, dass infolge der Verkernung das spezifische Gewicht der einzelnen Holzschichten um 6—8 % steigt. Die thatsächliche Veränderung aber, meint er, ist erheblich grösser, weil nach den Untersuchungen von R. HARTIG das spezifische Gewicht der Holzmembranen selbst bei der Kiefer durch Einwanderung von Harz von 1,56 auf 1,52 sinkt; die Verkernung also, um jene Gewichtszunahme herbeizuführen, auch diesen Verlust aufgehoben haben muss. Der Gewichtsüberschuss von Eichenkernholz

---

[1]) Causes d'excentricité de la moelle dans les sapins etc. Revue des eaux et forêts. Paris 1889.

[2]) EXNER, Die technischen Eigenschaften der Hölzer in LOREYS Handbuch der Forstwissenschaften. I, 2. 1887.

[3]) Beiträge zur Qualität des Kiefernholzes. Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen h. v. DANCKELMANN. 1892, 81.

über Splintholz beträgt nach HARTIG[1]) mindestens 6 %, wobei eine Vergrösserung des spezifischen Gewichtes der Membransubstanz bis zu 1,625 in Betracht kommt.

Im normalen Kernholze, wie wir es z. B. bei der Eiche finden, ist eine Veränderung des Baues und der Dicke der Membranen der Holzelemente nicht nachweisbar[2]), wohl aber treten in diesen Membranen selbst und namentlich in den Innenräumen jener Elemente, besonders auch der Gefässe, sehr verschiedene Stoffe auf, deren Gesamtheit dem Holze den Charakter des Kernholzes verleiht. Unter ihnen werden ausser den früher erwähnten, technisch wichtigen Farbstoffen namentlich Gerbstoffe, sowie gummi- und harzartige Körper genannt. Bei Ulmen, Buchen, Sorbus torminalis und anderen fand MOLISCH[3]) in sämtlichen Elementen des Kernholzes kohlensaures Calcium ausgeschieden, so dass der Kern hier förmlich versteinert erschien. Im Kerne aussereuropäischer Hölzer wurde auch amorphe Kieselsäure[4]) gefunden. Die Braunfärbung des Eichenkernes beruht nach Löw auf einer allmählichen, unter Gelbfärbung fortschreitenden Oxydation des in seinem Holz enthaltenen Gerbstoffes, wobei zuletzt ein unlöslicher gelbbrauner Körper gebildet wird. Der reichlichere Gehalt des Eichenkernholzes an Gerbstoff im Gegensatz zum Splint lässt sich leicht dadurch darthun, dass man Schnitte einen Tag lang in frischer 1 %iger Eisenvitriollösung liegen lässt. Die gerbstoffhaltigen Holzteile färben sich alsdann blau und diese Blaufärbung ist viel intensiver im Kern als im Splintholz. Dass auch bei der Kiefer die Färbung des Kernholzes auf Oxydationsprozessen beruht, darf man daraus schliessen, dass sie erst unter der Einwirkung der Luft nach der Fällung eintritt.

Schwer in vollkommen exakter Weise zu beantworten ist die Frage nach der Herkunft der verkernenden Stoffe. Die frühere Ansicht, nach welcher sie Umwandelungsprodukte der Holzzellwände sein sollten, lässt sich nicht mehr halten, seit man weiss, dass die Struktur dieser Wände bei der Verkernung erhalten bleibt. Beim Taxus und der Lärche macht sich nach R. HARTIG[5]) der Beginn der Verkernung an der Splintgrenze durch eine Rötung des Inhaltes der Markstrahlzellen kenntlich, die sich über die Wandungen der benachbarten Tracheiden verbreitet. Den Innenwänden der letzteren anhaftend finden sich dann rot gefärbte Tropfen, wahrscheinlich derselben Masse, welcher die Wände selbst und die Markstrahlzellen ihre Färbung verdanken. Solche Beobachtungen passen gut zu der Auffassung, dass die lebenden Elemente des Holzes, die Markstrahl- und Holzparenchymzellen, die Quelle der Kernstoffe darstellen, mag nun zu ihrer Bildung das in dem eben verkernenden Splintring vorhandene Material ausreichen oder, wie HARTIG[5]) für die Eiche annimmt, es noch einer Zufuhr von den Blättern her bedürfen. Jene Zellen stehen in Verbindung mit den grünen Zellen der Rinde und der Blätter, in denen die Produktion der organischen Substanz vor sich geht, und sie führen lange Zeit Stärke oder Oel, welche beiden Körper selbst sich an der Bildung der Kernstoffe beteiligen können. Thatsächlich pflegt mit der fortschreitenden Verkernung diese Stärke zu verschwinden.

---

[1]) Unters. über die Entstehung und die Eigenschaften des Eichenholzes. Forstlichnaturw. Ztschr. 1894. Hier ausführliches über die Verkernung.

[2]) DE BARY, Vergleichende Anatomie 1877. 524.

[3]) Sitzungsber. d. Wiener Akademie. T. LXXXIV. 1881.

[4]) CRÜGER, cit. bei HABERLANDT, Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. 1896. 520. Dort auch weitere Litteratur.

[5]) Ueber die Verteilung der organ. Substanz etc. Unters. a. d. forst-botan. Institut zu München. II. 1882. 49.

Ein merkwürdiger Wachstumsvorgang, der wie das Auftreten der Kernstoffe zum Verschluss der bisher der Wasserleitung dienenden Holzelemente führt, ist die sogenannte Thyllenbildung. Die Thyllen sind sackartige Ausstülpungen, welche von den an Gefässe angrenzenden Parenchymzellen aus in die Gefässe hineinwachsen. In der Regel geschieht dies durch Tüpfel hindurch. Die Säcke schliessen sich durch Scheidewände gegen die Parenchymzellen ab, welchen sie ihren Ursprung verdanken, erleiden Membranverdickungen, können untereinander durch Tüpfel in Verbindung treten und vermögen schliesslich die Gefässe oder Tracheiden völlig zu erfüllen und zu verstopfen. Ihr Inhalt kann anfangs aus Stärke bestehen. Sie fungieren dann also als Aufspeicherungsstellen dieses wertvollen Baumaterials. Bei Koniferen geben nach Raatz[1]) stets Verletzungen des Cambiums zur Thyllenbildung Anlass. In freigelegten Kiefernwurzeln z. B., die auf sonnigen Waldwegen der Fuss der Passanten verletzt, und in der Nähe des unter dem Namen der Markflecke bekannten Wundparenchyms hat man sie zu suchen. Auch bei der Rotbuche scheint die Thyllenbildung an pathologische Zustände geknüpft zu sein. Sie findet sich hier reichlich in dem sogenannten falschen Kern, seine sämtlichen Gefässe erfüllend. Dem falschen Kerne der Birke, wie dem Birkenholze überhaupt fehlen nach Stauffer[2]) die Thyllen gänzlich.

Bei anderen Holzgewächsen ist die Thyllenbildung ein normaler Vorgang gleich den übrigen Verkernungserscheinungen. Sie kann in einem und demselben Gefässe jahrelang vor sich gehen und schon sehr frühzeitig beginnen. So fangen bei Robinia pseudacacia die Tüpfelgefässe des Holzes bereits im Herbste des Jahres, in dessen Frühling sie entstanden sind, an, sich mit Thyllen auszufüllen und auch bei der Eiche fand Raatz sie schon in den jüngsten Gefässen entwickelt. Im Gegensatze zu den Koniferen treten sie bei Laubhölzern im Stamme häufiger als in den Wurzeln auf.

Die Rolle, welche die Verkernung im Leben des Baumes spielt, scheint da auf der Hand zu liegen, wo, wie bei der Eiche, das Kernholz sich durch grosse Widerstandsfähigkeit gegen Verderbnis auszeichnet. Der Baum benutzt die inneren Partieen seines Holzes nicht mehr zum Stofftransport und macht daher für die dort befindlichen Elemente keine laufenden Aufwendungen. Er überlässt sie, soweit sie leben, dem Absterben. Das tote Holz aber bleibt seiner mechanischen Leistungen wegen als Träger der Krone für den Baum immerhin noch wertvoll und wird deshalb durch einen letzten Lebensakt seiner dem Tode verfallenen Parenchymzellen ein für allemal sozusagen antiseptisch imprägniert und ganz so dauerhaft gemacht, wie wir dies für unsere Zwecke mit anderen Mitteln thun würden. Zugleich baut der Baum damit einer Ansiedelung von Zersetzungserregern, d. h. von Pilzen, Bakterien oder auch Insekten, in der toten Holzmasse vor, deren verderbliche Thätigkeit leicht auch auf die lebenden Teile des Holzes übergreifen könnte. Selbstverständlich kann der in der Verkernung gegebene Schutz des Holzes kein absoluter und ewiger sein. Auf unbegrenzte Dauer macht ja aber auch kein organisches Gebilde Anspruch. Uebrigens darf nicht verhehlt werden, dass es auch Kernholz gibt, welches sich nicht durch Dauerhaftigkeit auszeichnet. Solches kommt nach Haberlandt[3]) z. B. bei Weiden und der kanadischen Pappel vor, welche gerade durch Zersetzung des Kerns dem Hohlwerden anheimfallen.

---

[1]) Ueber Thyllenbildung in den Tracheiden der Koniferenhölzer. Ber. d. deutschen botan. Ges. X, 1892. 188.

[2]) Forstlich-naturw. Ztschr. I. 1892. 163. Weiteres über Kernholz: Tubeuf. Normale pathogene Kernbildung. Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen h. v. Danckelmann. 1889. 385.

[3]) Physiologische Pflanzenanatomie. II. Aufl. 1896. 520.

Kapitel X.

Die Laubblätter.

1. Einleitung.

Wenn die Knospen aufbrechen und die Blätter sich entfalten, erst dann enthüllt der Baum sein eigentliches Wesen. Erst wenn die belaubte Krone ihren Schatten wirft, erkennen wir, dass nicht die Betrachtung des einzelnen Individuums uns alle Seiten des Baumlebens erschliesst. Unsere Bäume sind Gesellschaftspflanzen und manche ihrer Eigenschaften erscheinen erst im rechten Lichte, wenn man sie als Glieder der Waldgemeinschaft auffasst, an deren Gesamtwohl das jedes Einzelnen geknüpft ist.

Im Sommer erblicken wir bei unseren Bäumen das Blatt in seiner höchsten Formentwickelung, und zwar ist es, im Gegensatz zum Schuppenblatt der Winterknospe, die Blattspreite, welche jetzt für den Baum von Bedeutung wird. Vier Aufgaben namentlich fallen ihr zu: erstens die Beschaffung des Kohlenstoffs, welchen der Baum zum Aufbau seines festen Gerüstes, wie zur Vermehrung der lebendigen Substanz bedarf; zweitens die Förderung des Wasserstromes, der ihm mit dem Wasser selbst die dem Boden entstammenden Nährstoffe zuführt und die Temperatur des Bauminneren in günstiger Weise beeinflusst.[1]) Diese beiden Aufgaben sind den Laubblättern aller Pflanzen gemeinsam. Bei den Waldbäumen gesellen sich noch zwei Leistungen hinzu, welche mit ihrem genossenschaftlichen Leben zusammenhängen. Die Blätter gewähren den Zweigen und dem Stamme den Schutz, dessen diese in vielen Fällen den sengenden Strahlen der Sonne gegenüber bedürfen und endlich bewahren sie nach ihrem Abfallen als Decke und durch ihre Zersetzungsprodukte den Boden in dem Durchlüftungs- und Feuchtigkeitszustande, der es den Baumwurzeln ermöglicht, Jahre und Jahrzehnte darin zu leben und ihre Arbeit zu leisten.

2. Die Blattgestalt.

Für die drei ersten dieser Aufgaben ist bedeutungsvoll die Gestalt der Blattspreiten als dünner flächenartig ausgebreiteter Gebilde. In dieser Form sind sie am meisten geeignet, möglichst vielen ihrer grünen Zellen den Lichtgenuss zu verschaffen, der zu ihrer chemischen Thätigkeit nötig ist; in dieser Form bieten sie der Atmosphäre die grösste Oberfläche zum Gas- und Wasserdampfaustausch dar, und schliesslich decken sie auch in dieser Form am besten den Boden und die Baumrinde. Wo, wie bei unseren Nadelhölzern, die Blätter anders gestaltet sind, da ersetzt ihre Zahl die Grösse der Laubblätter. Die Nadelgestalt steht in engster Beziehung zu der winterlichen Ausdauer jener Blattgebilde. Wir sahen schon, dass die im Sommer lebensnotwendige Transpiration im Winter zu einer Gefahr wird,

[1]) J. Böhm u. J. Breitenlohner, Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissenschaften. I. Abt. Mai 1877. Botan. Jahresber. 1877. 552. R. Hartig, Forstlich-naturw. Ztschr. II. 1893. 345.

da während der kalten Jahreszeit die Wurzeln aus dem Boden keinen Ersatz für Wasserverluste zu liefern vermögen. Aus diesem Grunde besitzen alle wintergrünen Sträucher und Bäume eine besonders dickwandige, wasserundurchlässige Blattoberhaut, welche die ganzen Blätter steif und lederartig macht. Steife Blätter von flächenförmiger Ausbreitung sind in unserem Klima aber nur an Sträuchern möglich (Epheu, Stechpalme), da sie an Bäumen zur Ansammlung von Schneelasten führen würden, wie sie bei der einmal gegebenen beschränkten Leistungsfähigkeit holziger Aeste und Stämme nicht ertragen werden könnten (vgl. Kap. I). Dass auch unter den sommergrünen Bäumen einer, die Lärche, mit nadelförmigen Blättern sich findet, thut natürlich dieser Auffassung keinen Eintrag.

Die meisten Blätter unserer einheimischen Bäume sind mehr oder weniger lang gestielt. Es wird dadurch ihre Beweglichkeit erhöht und damit die Baumkrone vor einer Starrheit bewahrt, welche mechanisch und physiologisch von Nachtheil sein würde. Die Gewalt des Regens und des Windes bricht sich an den gestielten Blättern, indem diese leicht deren Stosse nachgeben, und jede Schwankung eines Blattes lässt Lichtstrahlen in das Bauminnere hineingelangen, welche es den dort befindlichen Schwesterorganen erleichtern, im Dienste des Ganzen zu arbeiten. Auch die so wichtige Wasserverdunstung durch die Blätter erhöht sich mit ihrer Beweglichkeit. Dies hat Stahl[1]) an der Zitterpappel direkt nachgewiesen. Es gelang ihm, durch Fixierung der Blätter die Transpirationsgrösse eines Zweiges um mehr als 50% herunterzudrücken. Förderung der Verdunstungsthätigkeit bedeutet Erhöhung der Mineralstoffzufuhr aus dem Boden und damit auch Steigerung der Leistungsfähigkeit der Blätter. Die Espe hat also durch ihre Zitterblätter in dieser Richtung etwas vor den ihre Standorte teilenden Ulmen, Eschen und Weiden voraus, deren Blätter weit weniger beweglich sind. Ihnen leisten den gleichen Dienst sogenannte Wasserspalten, durch welche sie bei mangelnder Transpiration noch Wasser austreten lassen können. Dieselben dem Zitterblatte fehlenden Organe besitzen die weichhaarigen der Zitterbewegung ganz ermangelnden Blätter, welche Keimpflanzen, sowie Stock- und Wurzelausschläge der Zitterpappeln aufweisen.

Der Umriss unserer Laubblätter ist je nach ihrer durchschnittlichen Grösse verschieden. Kleinere Blätter, wie die der Rotbuche, Hainbuche, Erle, Linde, Pappel, Birke pflegen keine tiefen Einschnitte oder Zerteilungen zu besitzen, während solche bei den grossen Blättern der Esche, Robinie und Rosskastanie die Regel bilden. Auch dies ist ökologisch verständlich. Blätter wie die der Esche und Rosskastanie würden unzerteilt ihre Nachbarn viel zu sehr beschatten und so sich gegenseitig in der Arbeit stören. Sie würden auch dem Winde eine grössere Angriffsfläche darbieten, als mit ihrer dermaligen Festigkeit und der Tragkraft ihrer Stiele und Zweige vereinbar wäre.

Die mögliche Störung der Blattarbeit ist der wichtigste dieser Punkte, wie man schon daraus schliessen kann, dass auch abgesehen von der Zerteilung besondere Einrichtungen existieren, um gegenseitige Beschattung der Blätter möglichst zu verhindern. Schon die Beziehungen, welche sich zwischen der Anordnung und der Gestalt der Blätter finden lassen, werden, wie namentlich Kerner[2]) gezeigt hat, unter diesem Gesichtspunkte verständlich. Breite Blätter bilden an aufrechten Sprossen eine geringere An-

---

1) Ueber den Pflanzenschlaf etc. Bot. Ztg. 1897.
2) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben. I. 378.

zahl von Längsreihen als schmälere, weil nur so die Glieder benachbarter Zeilen sich nicht beschatten. Auch die vertikale Entfernung der Blätter voneinander ist derart geregelt, dass in den Mittelraum zwischen je zwei Blättern einer Längsreihe die Lichtstrahlen eindringen und „sozusagen das Innere des Stockwerkes durchleuchten" können.

Die absolute Grösse der Blätter hängt in hohem Masse von der Beleuchtung ab. Sie wächst im allgemeinen mit der Helligkeit. In dichten Buchen- und Fichtenbeständen indessen sah Stahl von den der vollen Sonne ausgesetzten Orten zu schattigeren übergehend „die derben, verhältnismässig kleinen Blätter allmählich an Grösse zunehmen bis zur Erreichung eines Maximums, von welchem ab bei weiter sinkender Helligkeit die Grösse wieder abnimmt." Die Blattfläche eines in der Sonne gewachsenen Buchenblattes mass 33,2 qcm, die eines im Schatten entwickelten 54,6 qcm, direkte Sonnenwirkung kann also die Blattgrösse beeinträchtigen. Der Schatten im Inneren der Baumkronen aber pflegt schon zu stark zu sein, so dass hier die Blätter kleiner bleiben als etwas besser beleuchtete. Die ausserordentlich grossen Blätter, welche man an Stockausschlägen findet, verdanken ihre Grösse weniger etwaiger Beschattung, als der grossen Produktionskraft jener Sprosse, die sich ja auch in ihrer Länge zu erkennen gibt.

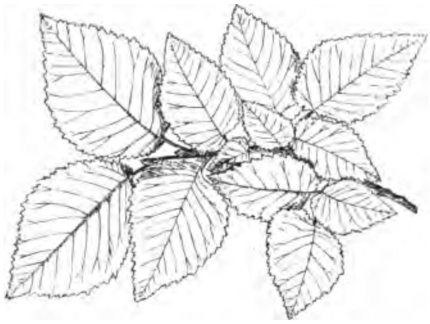


Fig. 57. Blattmosaik der Ulme. Nach Kerner von Marilaun.

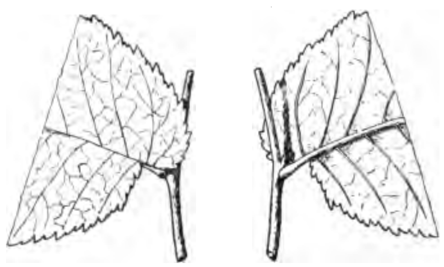


Fig. 58. Blattstücke der Bergulme. Sie zeigen die Deckung der jungen Achselknospe durch den unsymmetrischen Blattgrund.

Die auch, wie die Trieblänge, aus inneren Gründen wechselnde Grösse der Blätter eines und desselben Sprosses wird für die Beleuchtungsverhältnisse derselben bedeutungsvoll. Fassen wir z. B. den Kurztrieb einer Eiche oder Buche ins Auge, so bemerken wir, dass seine obersten Blätter sehr viel, oft um das doppelte grösser sind, als die weiter unten am Triebe befindlichen. Die verschiedenen Blätter orientieren sich nun unter dem Einflusse des Lichtes so, dass die kleineren die Lücken zwischen den grossen ausfüllen und auf diese Weise alles zugestrahlte Licht nach Möglichkeit ausgenutzt wird. Ein besonders schönes Beispiel solcher Blattmosaik bietet ausser den genannten Pflanzen das in dem schon erwähnten ausgezeichneten Werke von Kerner von Marilaun abgebildete Epheu. Die Herstellung einer Blattmosaik wird manchmal, z. B. bei den Ulmen und Linden, befördert durch unsymmetrische Ausbildung der beiden Blatthälften (s. Fig. 57). Bei Ulmen hat diese Asymmetrie noch eine andere Bedeutung. Die einem Ohrläppchen nicht unähnliche Basis der grösseren Blatthälfte vermag, wie die Abbildung 58 lehrt, die noch grüne junge Knospe, welche sich während des Sommers in der Blattachsel entwickelt, zu dieser Zeit gegen die aus-

dörrende Sonnenhitze zu schützen. Uebrigens lässt sich nicht für alle Fälle von Asymmetrie der Blattspreite ein ökologischer Grund angeben. Dass die nach der Erde schauende Hälfte eines Blattes stärker entwickelt ist als die andere, ist eine gewöhnliche Erscheinung, die man namentlich am Blattgrund wahrnimmt (Ahornarten, Esche, Rosskastanie, Robinie); mitunter aber nur so schwach, dass sie erst durch vergleichende Wägung der beiden Blatthälften zu erkennen ist.

In besonders auffallender Weise tritt die ungleiche Grösse der Blätter bei den Ahornarten und anderen Pflanzen mit kreuzständigen Blättern (Eschen, Rosskastanien) hervor. Halten wir einen in horizontaler Lage erwachsenen Ahornzweig wagrecht vor uns hin, so finden wir die Blätter eines Paares auf der rechten und linken Flanke, die des vorhergehenden und folgenden an Ober- und Unterseite des Zweiges entspringend (s. Fig. 59). Durch Drehungen und Biegungen, die besonders gerne von der Basis der Blattstiele ausgeführt werden, sind alle Spreiten nach oben annähernd horizontal ausgebreitet. Es fällt bald in die Augen, dass die beiden Blätter der nach oben und unten gerichteten Paare ganz verschiedene Stiellänge und Spreitengrösse besitzen. Alle auf der Sprossunterseite entspringenden Blätter sind länger gestielt und bedeutend grösser als die der Sprossoberseite, während die Flankenblätter derartige Unterschiede nicht erkennen lassen. Der ökologische Sinn der Erscheinung ist nicht zweifelhaft. Ein Blick auf die nebenstehende Abbildung lehrt, dass die Verlängerung der Stiele der unterseitigen Blätter diese ausserhalb des Schattenbezirks der übrigen bringt, und man versteht auch ohne weiteres, dass die Verkleinerung der oberen Blätter der Beleuchtung der darunter befindlichen zu Gute kommen muss. Mehr Schwierigkeiten bietet die physiologische Erklärung. Auch hier wieder ist man in Versuchung anzunehmen, dass Differenzen in der Beleuchtung und Benetzung oder die Reizwirkung der Schwerkraft die Ursache sein möchten, namentlich, weil nach Weisse[1]) in der Knospe des Ahorn die Blattungleichheit noch nicht vorhanden ist. Derselbe Forscher hat indessen durch direkte Versuche gezeigt, dass sie beim Ahorn von jenen Einflüssen unabhängig sei. Künstlich beschattete Blätter wurden nicht im Wachstum gefördert, sondern gehemmt; an schiefgestellten Bäumen trat die Blattungleichheit auch an Seitenzweigen ein, die in dieser Lage senkrecht aufwärts gerichtet waren; ja an Exemplaren, welche horizontal gelegt und während der ganzen Periode der Blattentfaltung von Mai bis Juli fortwährend um ihre Achse gedreht wurden, so dass jedes Blatt bald oben bald unten stand, die einseitige Wirkung der Schwerkraft also ausgeschlossen war, kam dennoch an den Seitenzweigen die Blattungleichheit zur Entwickelung.



Fig. 59. Zweigstück des Spitzahorn mit drei gekreuzten Blattpaaren. Von den Blättern des obersten u. des untersten Paares sind die auf der Zweigoberseite entspringenden kleiner und kurzstieliger als die der Zweigunterseite.

[1]) Berichte der deutschen botan. Ges. XIII, 1895. 376.

Aus allem diesem ergibt sich, dass es wenigstens nicht ausschliesslich die Lage zum Horizont mit den durch sie gegebenen Reizwirkungen sein kann, welche die Blattungleichheit hervorruft. Wie bei der früher besprochenen Excentricität des Holzkörpers von Seitenzweigen haben wir es auch hier mit einer Eigentümlichkeit der betreffenden Pflanzenorgane zu thun, welche ursprünglich unter dem Einflusse jener äusseren Umstände entstanden sein wird, gegenwärtig aber durch diese allein weder beliebig hervorgebracht noch aufgehoben werden kann. In der That lässt sich an Seitenästen zweiter Ordnung konstatieren,[1]) dass diejenigen Blätter die grösseren sind, welche an der dem Muttterspross zugewandten Seite ihres Tragzweiges entspringen, mag dessen Lage zum Horizont sein, welche sie will. Namentlich in den niederen Zweiggenerationen ist dieser Einfluss der Stelle, welche die Blätter in einem Zweigsystem einnehmen, der überwiegende, während späterhin mehr die Lage zum Horizont ausschlaggebend wird.

Kurz berührt wurde im obigen schon der Zusammenhang, welcher zwischen der Inanspruchnahme der Baumkrone durch den Regen und der Gestalt der Blätter besteht. Nicht nur die mechanische Wirkung der fallenden Tropfen bestimmt die Gestalt der Baumblätter, indem sie breite und zugleich steife Blätter ungeeignet erscheinen lässt. Die Blätter haben auch ein Interesse daran, von dem auf sie gelangten Wasser bald wieder befreit zu werden, weil dieses ihre Transpiration stört und bei längerem Verweilen auch sonstige Schädigungen, wie Ansiedelung von Schmarotzern, im Gefolge hat. Da ist es denn die Gestalt des Blattes in Verbindung mit der Beschaffenheit seiner Oberfläche, welche für rasche Entwässerung sorgt. Auf vielen Blättern haften die Regentropfen nicht, weil sie mit einer dünnen Schicht von Wachs überzogen sind, welche die letzteren rasch abrollen lässt. Lang ausgezogene Blattspitzen verhindern das abfliessende Wasser, sich an dem erdwärts gekehrten Blattrande anzusammeln. Solche Spitzen sind namentlich in den regenreichen Tropen stark entwickelt und weit verbreitet. Stahl[2]) hat sie mit dem Namen Träufelspitzen bezeichnet und dargethan, dass sie namentlich dann von ausgezeichneter Wirksamkeit sind, wenn sie eine Krümmung zeigen. In unserem Klima kommen solche Träufelspitzen namentlich an Linden und Pappeln, in schwächerer Ausbildung aber auch sonst vor, namentlich an Bäumen feuchterer Standorte, weil dort die Trockenlegung der Spreite durch blosse Verdunstung nur langsam vor sich geht (Esche, Spitzahorn, Viburnum Opulus u. a.). Bei Bewohnern trockener Standorte, wie den Eichen, dem wolligen Schneeball, Cotoneaster u. a. sind die Blätter häufig spitzenlos. Den Zitterblättern der Espenkrone fehlt die Träufelspitze, weil ihre fortwährenden Bewegungen genügend für die Wegschaffung des benetzenden Wassers sorgen. Für die von feuchter oft stagnierender Luft umgebenen Blätter der Espenkeimlinge oder Ausschläge aber ist, wie Stahl[3]) ausführt, der rasche Abfluss des Regenwassers von um so grösserer Bedeutung, als der starke Haarüberzug, der ihre Spreite gegen die Angriffe mancher Tiere schützen mag, der Verdunstung des anhaftenden Wassers entgegenwirkt. Sie sind daher so gestaltet, dass bald über ihre Basis, bald über ihre Spitze das Regenwasser abfliesst, während es am Rande der kreisrunden Zitterblätter in grossen Tropfen haftet.

---

[1]) Weise l. c.

[2]) Regenfall und Blattgestalt. Annales du Jardin botan. de Buitenzorg. Leiden 1893 vol. XI. 98.

[3]) Ueber den Pflanzenschlaf etc. Bot. Ztg. 1897.

Eine gewisse Rolle bei der Wasserableitung von den Blattspreiten spielen die rinnenartigen Vertiefungen über den Nerven und an der Oberseite der Blattstiele. Sie leiten das Wasser nach der Blattbasis hin ab und fehlen bezeichnenderweise Blättern, welche mit einer Träufelspitze versehen sind, weil bei diesen die Wasserableitung in der Regel nach der anderen Seite hin erfolgt. Die Entwässerung der ganzen Baumkrone geht gewöhnlich centrifugal vor sich.[1]) Bei der Linde träufelt das Wasser von den oberen Blättern über deren Spitzen nach den nächst unteren, welche selbst es weiter nach unten und aussen befördern, bis es, am Unterrand der Krone angelangt, zur Erde fällt. Am Stamme selbst fliesst bekanntlich nur wenig oder gar kein Wasser herab (vgl. p. 15).

Die Zähne, welche sich an so vielen Blatträndern finden, erfüllen ihre Leistung für die Pflanze nicht selten bereits bei Beginn der Blattentfaltung und selbst noch in der Knospe. Zerlegt man eine solche und betrachtet die kleinen Blättchen näher, so fällt bei der Vogelkirsche und anderen die starke Entwickelung der Blattzähne sofort auf. Wie Reinke[2]) näher nachgewiesen hat, sondern dieselben — in frühester Jugend mitunter auch die ganze Blattfläche — harzige (Prunus, Alnus, Salix, Carpinus) oder schleimige (Acer, Fraxinus, Ulmus, Viburnum) Substanzen ab, welche die allzu nahe gegenseitige Berührung der Blättchen, die zu Verletzungen und Verwachsungen Anlass geben könnte, verhindern und wohl auch gegen die Angriffe mancher Schädlinge aus der Tierwelt Schutz gewähren. Oft findet man noch in späteren Lebensstadien, so z. B. bei der Bruchweide, auf den Zähnen der erwachsenen Blätter Sekretklümpchen aufsitzen.

Für die erwachsenen Blätter werden viele Blattzähne dadurch bedeutungsvoll, dass auf ihnen sich sogenannte Wasserspalten finden.

Diese Gebilde gleichen äusserlich den Spaltöffnungen, können aber anscheinend nicht geschlossen werden. Sie liegen immer über Gefässbündelendigungen und dienen dazu, bei Wasserüberfluss im Pflanzeninnern das Wasser in Tropfen auszuscheiden. Wasserüberfluss kann hervorgerufen werden durch unterdrückte Transpiration bei fortdauernder Wurzelthätigkeit, welche Bedingungen an jedem kühlen Sommermorgen vorhanden sind. Man sieht dann aus jenen Poren Wassertröpfchen austreten, welche abfallen oder auch mit dem eigentlichen Tau langsam verdunsten. Sambucus nigra, Prunus Padus, Ulmus campestris, Platanus occidentalis, Corylus Avellana sind Bäume, an welchen diese Erscheinung zu beobachten ist.

3. Die Lichtstellung der Blätter.[3])

Die interessanteste der Einrichtungen, durch welche die Baumblätter sich die günstigste Beleuchtung verschaffen, ist ihre Fähigkeit, durch Bewegungen diejenige Lage anzunehmen, welche für ihr Lichtbedürfnis am vorteilhaftesten ist. Sie gleichen hierin im wesentlichen den früher besprochenen Sprossen, doch existiert zwischen den Lichtbewegungen dieser beiderlei Organe ein Unterschied, welcher mit ihrem anatomischen Bau zusammenhängt. Die Blätter sind dorsiventral gebaut d. h. man kann bei

---

[1]) Kerner l. c. betreffs sonstiger Anpassungen der Blätter an das atmosphärische Wasser vgl. auch Wiesners Arbeiten über ombrophile u. ombrophobe Pflanzenorgane. Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Bd. CII. 1894 u. Anzeiger d. Wiener Akademie 1894. Bd. V.

[2]) Göttinger Nachrichten 1873. Pringheims Jahrbücher X. 1875.

[3]) Vgl. besonders Oltmanns, Ueber die photometrischen Bewegungen der Pflanzen Flora oder allgem. bot. Ztg. 1892. 183.

ihnen eine Rückenseite und eine davon verschiedene Bauchseite unterscheiden. Solche dorsiventrale Gebilde pflegen sich, soweit sie überhaupt beweglich sind, ihnen zusagendem Lichte gegenüber so zu orientieren, dass die Lichtstrahlen senkrecht auf ihre Oberseite auftreffen: Sie nehmen die sogenannte Flächenstellung ein. Uebersteigt die Sonnenwirkung das Mass, welches den Blättern zuträglich ist, so streben sie danach, der Lichtquelle ihre Kante zuzuwenden: Sie begeben sich in Profilstellung. Sehr schön kann man diese Verhältnisse an den sogenannten Kugelakazien beobachten, denen man so häufig an Strassenrändern und in Vorgärten begegnet. Die Blätter dieser Bäume sind unpaarig gefiedert, d. h. sie bestehen aus einer Mittelrippe, welche beiderseits mit etwa je sieben ovalen Blättchen besetzt ist und auch an ihrer Spitze ein solches Blättchen trägt. Passiert man bei hellem Sonnenschein eine Akazienallee, so sieht man alle den Sonnenstrahlen ausgesetzten Blättchen aufgerichtet, so dass jene ihren Rand treffen, an der Blattfläche aber sozusagen vorbeischeinen. Zieht eine Wolke über die Sonne hin oder ist der ganze Himmel bedeckt, so stellen dieselben Blättchen sich so, dass sie dem hellen Himmel die volle Oberfläche zuwenden. An solchen Tagen bietet die kugelige Baumkrone einen ganz anderen Anblick als bei Sonnenschein. Je nach dem Stande der Sonne und je nach der Stärke der Beleuchtung können die Blättchen verschiedene Grade von Zusammenfaltung und Ausbreitung zeigen. Oft steht auch nur die eine Längshälfte eines Blättchens mit der Kante nach der Sonne hin, während die andere, von der ersteren beschattet, horizontal geblieben ist. Oltmanns fand im Herbst an sonnigen Tagen bis morgens um 8 Uhr die Blättchen ausgebreitet d. h. die paarweise einander gegenüberstehenden einen Winkel von 180° miteinander bildend. Mit steigender Sonne verringerte sich dieser Winkel; er betrug 40° und weniger etwa um 12 oder 1 Uhr, um später, von 3 Uhr ab, wieder deutliche Vergrösserung zu erfahren. Jede Wolke, die kaum $^1/_2$ Stunde die Sonne verdeckte, bewirkte eine Vergrösserung des genannten Winkels und dunstige Luft liess ihn auch über Mittag nicht unter 90° sinken. So kommen die verschiedensten Zwischenstufen zwischen völliger Flächenstellung und Profilstellung vor, vermöge deren das Akazienblatt jedem seiner Teile einen bestimmten Grad von Bestrahlung verschaffen kann. Alle die dazu nötigen Bewegungen, mit Ausnahme der Faltung der Blättchen längs ihrer eigenen Mittelrippe, werden mit Hilfe von Gelenken ausgeführt, welche an der Anheftungsstelle der Teilblättchen an der gemeinsamen Mittelrippe sich vorfinden. Nicht alle Baumblätter sind mit solchen Gelenken versehen. Die meisten besitzen das Vermögen, ihre Lage nach der Lichtstärke zu regulieren nur so lange, als sie selbst oder der sie tragende Spross noch im Wachstum begriffen sind. In diesem jugendlichen Alter können sie je nach den Beleuchtungsverhältnissen, namentlich durch Biegungen und Drehungen der Blattstiele und ihrer Tragzweige zwischen Flächenstellung und Profilstellung wechseln, um schliesslich in einer Lage zu verharren, welche sich nach der mittleren Helligkeit des Standortes richtet. Es ist dies in unserem Klima die Lage, in welcher die Blätter dem Teile des freien Himmels gegenüber, von welchem sie Licht empfangen, Flächenstellung einnehmen. Die Stellung der Blätter an ihren Tragzweigen ist dabei ganz gleichgültig. Mögen sie in Spiralen, in zwei Zeilen oder gekreuzt stehen, mögen sie der Oberseite, Unterseite oder den Flanken ihres Tragsprosses entspringen, stets breiten sie ihre Oberseite dem hellen Himmel entgegen. Trifft dessen Licht die Blätter nicht von oben, sondern von der Seite her, so richten sie ihre Oberfläche nach der betreffenden Seite hin. So sieht man am Eingang in das enge düstere Annathal bei Eisenach die

Blätter der unteren Buchenzweige statt wie sonst annähernd horizontal ausgebreitet, stellenweise fast vertikal aufgerichtet und so mit der nach dem Thaleingang gewandten Oberseite das von dort hauptsächlich kommende Licht auffangen. Früheren Ansichten gegenüber muss besonders hervorgehoben werden, dass es nicht die Richtung der direkten Sonnenstrahlen ist, gegen welche die Blätter Flächenstellung einnehmen, sondern das zerstreute Licht, wie es durch Brechung und Reflexion der ersteren in der Atmosphäre und an der Umgebung der Blätter hervorgebracht wird. Die direkten Sonnenstrahlen werden sogar vielfach gemieden. So breiten sich die Baumblätter der Süd- oder Südwestseite oft nicht flach aus, sondern zeigen eine längs ihrer Mittelrippe verlaufende Einkrümmung, welche ihre Konkavität nach den genannten Himmelsgegenden hin richtet. Die direkten Sonnenstrahlen treffen alsdann den grössten Teil der Blattspreite nicht senkrecht, wodurch ihre Wirkung gemässigt wird. Die Lichtbewegungen können die ursprüngliche Anordnung der Blätter gänzlich verwischen. An aufrechten Sprossen der Schneebeere (*Symphoricarpus racemosus* Mich.) und ihrer Verwandten stehen z. B. die Blätter in vier geraden Reihen übereinander, so dass ihre kurzen Stiele nach vier Himmelsgegenden hinzeigen. Betrachtet man annähernd horizontal gewachsene Zweige derselben Pflanzen, so erscheinen die Blätter statt vierzeilig zweireihig angeordnet und ihre Blattoberflächen liegen alle in einer dem freien Himmel zugewendeten Ebene. In Wahrheit aber sind sie hier ebenso wie an den aufrechten Sprossen angewachsen, dann aber durch das Licht in die beschriebene Lage gedreht worden. Auch das kommt oft vor, dass von zwei an der Ober- und Unterseite eines Horizontalzweiges sitzenden Blättern das obere nach der Zweigbasis, das untere nach der Zweigspitze hin sich horizontal legt, sodass die Oberseite beider dem Himmel zugekehrt ist, ohne dass sie sich gegenseitig beschatten.

Im obigen wurde die Lichtlage, welche die Baumblätter auf die eine oder die andere Weise zu erreichen suchen, immer als diejenige bezeichnet, welche die günstigste für sie ist. Dass dies den Thatsachen entspricht, schliessen wir aus den allgemeinen Erfahrungen, nach denen die Pflanzen keine unzweckmässigen Lebensäusserungen erkennen lassen. Immerhin ist die Frage nicht überflüssig, ob uns wirklich Schädigungen bekannt sind, welche durch allzu starke Sonnenwirkung den Blättern zugefügt würden. Solche könnten durch das Licht oder durch die Wärme hervorgebracht werden. Bedenkt man, dass nach Untersuchungen von A. G. Mayer[1]) Blätter 67%—86% der ihnen zugestrahlten Wärme absorbieren können, und dass nach Askenasky[2]) in Deutschland bei einer Lufttemperatur von 28—31° C. Pflanzen (Sempervivum-Arten) an ihrer Oberfläche und im Inneren Temperaturen von 49—51° C. anzunehmen vermögen, so versteht man, wie sowohl durch direkte Erhitzung als durch übermässig gesteigerte Verdunstung ein Absterben von Blattzellen durch die Sonnenwärme vorkommen kann. Direkt beobachtet ist ein solches meines Wissens allerdings nur an Blättern, welche im Schatten erwachsen und deshalb besonders zart gebaut waren. Werden Hecken von Hainbuchen, Ahorn oder Haselsträuchern im Sommer beschnitten, sodass bisher beschattete Blätter, die, weil sie ausgewachsen, ihre Lichtlage nicht mehr ändern können, nun schutzlos den Sonnenstrahlen preisgegeben sind, so weisen dieselben

[1]) The radiation and absorption of heat by leaves. American journ. of. sc. s. III vol. XLV. 340. Ref. in allgem. Forst- u. Jagdztg. 1894 u. Botan. Centralblatt 1893. IV. 37.

[2]) Botan. Ztg. 1875. 441.

alsbald eingetrocknete, gebräunte Stellen auf, wie man solche auch an den oberen Blättern eines Weinspaliers beobachtet, wenn dieselben in den Bereich der hohen Temperaturen eines vorspringenden Schieferdaches kommen.

Ganz neuerdings hat STAHL [1]), durch dessen Arbeiten unser Verständnis der Oekologie des Blattes so ausserordentlich gefördert worden ist, gezeigt, dass der Schutz, welchen die Profilstellung den Blättern gegen allzu starke Transpiration gewährt, vor allem deswegen bedeutungsvoll ist, weil er verhindert, dass infolge beginnenden Welkens die Spaltöffnungen sich schliessen und damit die Ernährungsthätigkeit des Blattes gehemmt wird.

4. Der Bau der Laubblätter.

Wie in der äusseren Gestalt des Blattes seine Bedeutung als Transpirations- und Assimilationsorgan zum Ausdruck gelangt, so finden wir auch viele Einzelheiten seines inneren Baues aus den genannten oekologischen Aufgaben verständlich. Die äussere Hülle eines jeden Blattes bildet eine einfache Lage chlorophyllfreier Zellen, wie wir solche bereits unter dem Namen Epidermiszellen als allgemeinen Ueberzug jugendlicher Pflanzenorgane kennen gelernt haben. Den Blättern bleibt diese Epidermis zeitlebens erhalten, da sie rasch nach ihrer Entfaltung in den Zustand gelangen, in welchem sie zeitlebens verharren sollen.

Der Epidermis der Blätter kommt eine eigentümliche Doppelrolle zu. Einerseits muss sie das Blattinnere gegen Wasserverlust schützen, andrerseits aber darf sie dem Gasaustausch zwischen jenem und der Atmosphäre kein Hindernis entgegensetzen. Die Lösung der ersten Aufgabe ist einer äusserst dünnen wasserundurchlässigen Haut, der „Cuticula“, übertragen, welche, aus den äussersten Schichten der Epidermisaussenwände hervorgegangen, bekanntlich auch die jungen Stengelteile überzieht. Bei unseren Nadelhölzern sind die Wände der Epidermiszellen so stark verdickt, dass kaum noch ein Innenraum übrig bleibt. Die Epidermis wird dadurch starr und fest und diesen Charakter steigern oft noch ebenso dickwandige Zellen, die sich ihr nach dem Blattinneren hin unmittelbar anschliessen. Auch diese Zellen mögen dazu beitragen, das zarte Blattinnere vor Wasserverlust zu bewahren; einfach dadurch, dass sie die Entfernung der grünen Zellen von der verdunstenden Oberfläche vergrössern. Hieraus würde sich das Variieren ihres Auftretens nach dem Standorte erklären, worüber STAHL [2]) Angaben macht. Nach ihm bilden die in Rede stehenden Hartzellen bei den Blättern der Weisstanne in sonnigen Lagen unter der oberseitigen Epidermis eine fast geschlossene Schicht, während sie an solchen Nadeln, die an schattigen Plätzen zur Entwickelung gelangt sind, nur spärlich ausgebildet erscheinen. Dazu stimmt, dass Formen aus südlicheren Klimaten, wie Abies cephalonica, eine stärkere Entwickelung der Hartzellen zeigen [3]) und, dass die Blätter der dem Leben im Schatten angepassten, also keinem erheblichen Wasserverluste ausgesetzten Weisstannenkeimlinge fast frei von ihnen sind.

Weiter aber sind die Hartzellen sicherlich auch nicht wertlos als Schutzmittel gegen die gefrässigen Kiefern mancher Baumschädlinge, welchen ihr

[1]) l. c.

[2]) Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jena 1883.

[3]) E. KÖHNE hat in seiner deutschen Dendrologie das Auftreten der Hartzellen als Bestimmungsmerkmal der Tannenarten herangezogen.

Fehlen das so schon gefährliche Zerstörungswerk beträchtlich erleichtern würde.

Der Gasaustausch zwischen der Atmosphäre und dem Blattinneren findet durch Vermittelung besonderer Organe statt, welche in überraschend vielseitiger Weise wirken. Gewöhnlich mit dem Worte Spaltöffnungen bezeichnet, bestehen diese Organe im wesentlichen aus zwei nebeneinander liegenden der Gestalt nach von den übrigen Epidermiszellen sehr abweichenden Zellen, die an ihrer Berührungsfläche durch einen Spalt getrennt sind (s. Fig. 60). Diese Spalten führen in die Zwischenzellräume des Blattes hinein und sind die einzigen Durchbrechungen der Cuticula, die einzigen Kommunikationswege zwischen dem Blattinneren und der Aussenwelt. Insbesondere geht fast ausschliesslich durch sie die Verdunstung von Wasser aus dem Blattinneren vor sich. Die geringe Weite der Spalten — für ihre Grösse werden 0,000047—0,0000137 Quadratmillimeter angegeben — wird wettgemacht durch ihre grosse Anzahl, die, für jede Art annähernd beständig, bei den meisten Laubblättern zwischen 40 und 300 auf jeden Quadratmillimeter beträgt. An den grünen Sprossen der Holzgewächse liegen sie indessen oft viele Millimeter auseinander. Die Zahl der Spaltöffnungen ist bis zu einem gewissen Grade von äusseren Einflüssen abhängig, da nach Dufour [1]) die Blätter am Sonnenlicht mehr Spalten bilden als im Schatten. Bei flachen krautigen Blättern befinden sich meist auf beiden Seiten Spaltöffnungen, auf der Unterseite aber ihrer mehr als auf der Oberseite, während lederartige glänzende Blätter, wie wir sie bei der Stechpalme, dem Gummibaum, dem Oleander finden, solche fast ausschliesslich auf der Unterseite führen. Ihnen schliessen sich die Hainbuche, Birke, Birne und andere derbere Blätter an. Bei den Nadelhölzern kommen ober- und unterseitige Spaltöffnungen vor. In vielen Fällen erkennt man hier die Stellen, wo dieselben liegen, mit blossem Auge. Es sind dies die weissen Streifen, deren Auftreten an den Nadeln der Tannen und Fichten beim Bestimmen eine Rolle spielt. Die weisse Farbe wird durch Anhäufungen von Wachs in der Umgebung jeder einzelnen Spaltöffnung hervorgerufen, die wohl verhindern, dass bei Tau oder Regen sich dort Wassertröpfchen festsetzen und die Spalte verschliessen. Unsere Kiefer hat die Spaltöffnungen vorwiegend, die Weymuthskiefer ausschliesslich auf der Nadeloberseite. [2]) Das letztere ist auch der Fall bei Arten von Thuja und dem Wachholder, der die Lage der Spaltöffnungen wie die Tanne durch Wachsstreifen verrät, die bei ihm also die Blattoberseite einnehmen. [3]) Schutz gegen Benetzung bieten den Spaltöffnungen in anderen Fällen auch die Haare, die bekanntlich auf den Blattuhterseiten am häufigsten und dauerndsten sich finden.

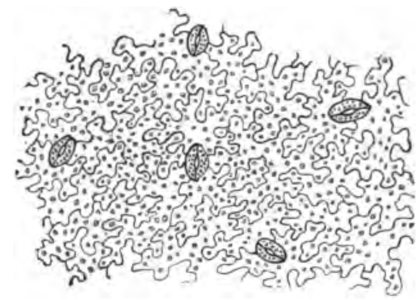


Fig. 60. Epidermis mit Spaltöffnungen von der Blattunterseite einer Phanerogame. Vergr. 160. Nach Strasburger.

Die interessanteste Eigenschaft der beiden der Spalte benachbarten

---

[1]) Influence de la lumière sur la structure des feuilles. Bulletin de la soc. botan. de France. 1886. T. XXXIII.

[2]) de Bary, Vergleichende Anatomie etc. p. 52.

[3]) Kerner von Marilaun, Pflanzenleben.

Zellen, der sogenannten Schliesszellen, ist ihre Fähigkeit, durch Gestaltsveränderungen die Spalte je nach den Umständen klaffen zu lassen oder zu schliessen. Droht bei trockenem Wetter der durch die Transpiration verursachte Wasserverlust des Baumes zu gross zu werden, so erschlaffen vor allen anderen zuerst jene Zellen; ihre der Spalte angrenzenden Wände sinken zusammen und die Spalte verschwindet; ist aber die Wasserzufuhr reichlich, so füllen auch die Schliesszellen sich prall mit Flüssigkeit an, wobei sie sich nach dem Orte der Spalte hin konkav krümmen, so dass die letztere wieder zum Vorschein kommt. In dieser Weise findet eine Selbstregulierung der Transpiration statt, welche die mit ihr begabten Pflanzen von dem Feuchtigkeitswechsel ihrer Umgebung in hohem Masse unabhängig macht. So vermag die Zitterpappel, welche gewöhnlich auf nassem Boden vorkommt und hier ihre schönste Entwickelung erreicht, nach Stahl [1]) deshalb auch auf relativ trockenem Boden, z. B. auf den Kalkbergen Thüringens, zu leben, weil sie ihre Spaltöffnungen bei Wassermangel vollständig verschliessen kann. Andrerseits sind viele Weidenarten an feuchte Standorte gebunden, weil ihnen die Fähigkeit des Spaltöffnungsverschlusses abgeht. Es ist bekannt, dass Zweige solcher Pflanzen nach dem Abschneiden auch in Wasser stehend rasch vertrocknen. Man kann dies, wie Stahl ebenfalls mitteilt, dadurch verhindern, dass man für künstlichen Verschluss der Spaltöffnungen, z. B. durch Bestreichen der Blattunterseite mit Vaselin, sorgt. Auch *Betula alba* und *Alnus glutinosa* können ihre Transpiration nicht in erheblichem Grade durch Spaltöffnungsverschluss regulieren.

Ein nächtlicher Verschluss der Spaltöffnungen findet im allgemeinen nicht statt, doch öffnen manche Pflanzen ihre Spalten nur bei direkter Besonnung (*Ficus elastica*). Eine wichtige Lebenserscheinung, die sich aus dem angegebenen Verhalten der Spaltöffnungsschliesszellen erklärt, ist die Verminderung oder das Aufhören der Ernährungsthätigkeit der Blätter bei Wassermangel. Der allgemeine Stillstand der Vegetation bei trockenem Wetter ist bekannt, und Kreussler [2]) hat gezeigt, dass in trockener Luft erheblich weniger assimiliert wird, als in feuchter. Geht die Wasserarmut des Blattes bis zum Welken, so bildet dasselbe gar keine Stärke mehr, wie Stahl [3]) bei Linden, Heckenkirschen, Syringen und deutschem Flieder nachgewiesen hat. Dieses Ausbleiben der Assimilation ist von Stahl auf den Verschluss der Spaltöffnungen infolge des Wassermangels zurückgeführt worden. Sind dem mit der Assimilation verbundenen Gaswechsel die Wege versperrt, so hört er eben auf. Bei Pflanzen, welche ihre Spalten nicht verschliessen können, geht beim Welken die Assimilation anfänglich noch weiter. Wenn freilich schliesslich die Assimilationszellen selbst schlaff werden, so wird sie auch hier unterbrochen. Unsere immergrünen Sträucher und Bäume schliessen ihre Spalten schon frühzeitig im Herbste, um sie den Winter über verschlossen zu halten. Es erklärt sich dies aus der schon berührten Notwendigkeit, im Winter mit dem Wasser sparsam zu sein. Stellt man im Winter abgeschnittene Zweige von Jlex oder Taxus im warmen Zimmer in Wasser, so tritt nach Stahl — genügende Luftfeuchtigkeit vorausgesetzt — bei erstgenannter Pflanze schon nach einigen Stunden, bei Taxus erst nach 8 Tagen Wiedereröffnung der Spalten ein, während Buxus und Hedera sie auch dann noch geschlossen halten. Von dem Spaltenschluss, der zur Zeit der herbstlichen Entfärbung der Blätter sich einstellt, soll weiter unten noch die Rede sein.

[1]) Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Ztg. 1894.
[2]) Tageblatt der Strassburger Naturf. vers. 1885. Botan. Jahresber. 1886. 88.
[3]) Transpiration und Assimilation. Bot. Ztg. 1894.

Das wechselnde Oeffnen und Schliessen der Spalten erfordert einen gewissen Arbeitsaufwand der Schliesszellen, der von ihnen selbst bestritten wird. Sie allein unter den Epidermiszellen besitzen in der Regel Chlorophyllkörper; und man wird um so weniger mit der Annahme fehlgehen, dass die Assimilationsthätigkeit der letzteren die Kraftquelle für ihre Leistungen darstellt, als sie, abermals abweichend von den übrigen Blattzellen, nicht durch Protoplasmafortsätze mit ihren Nachbarn verbunden sind.[1]) Dass der Stoffwechsel der Schliesszellen sich von dem der anderen Epidermiszellen unterscheidet, kann man durch chemische Reaktionen direkt nachweisen. Sie lassen auch durch Diffusion, durch ihre Cuticula hindurch in Tautropfen Stoffe austreten, welche an anderen Stellen der Blattoberfläche nicht nachweisbar sind,[2]) und dies ist jedenfalls der Grund dafür, dass die Keimlinge blattbewohnender Pilze so häufig nach den Spaltöffnungen hin wachsen und von da aus in die Wirtspflanzen eindringen.

Wenden wir uns nun dem Inneren des Blattes zu, so finden wir dort im wesentlichen zwei Gewebearten zu unterscheiden: die grünen Zellen, welche die Ernährungsthätigkeit auszuüben haben, und das Gewirre der Blattnerven, ein äusserst reich gegliedertes System von Leitungsröhren für die Versorgung jener Zellen mit Wasser und Mineralstoffen.

Dieses Leitungssystem gestaltet sich bei den Buchen, Eichen, Hainbuchen Weiden u. a. derart, dass ein Hauptstrang vom Blattstiel her die Mittellinie des Blattes bis nahe an dessen Spitze durchzieht und von dieser Mittelrippe Seitennerven abgehen, die sehr oft in einem Blattzahne ausmünden. Ihr Verlauf bietet manchmal gute Unterscheidungsmerkmale für die verschiedenen Baumarten. So spielt bei der Bestimmung der Eichen der Umstand eine Rolle, ob die Seitenrippen nach einer Hervorwölbung oder einer Einbuchtung des Blattrandes verlaufen. Bei unseren Eichen münden sie in der Mitte der Hervorwölbungen. Glatfelder[3]) hat die Nervatur der Weidenblätter zur Speciescharakteristik benutzt. Er gruppiert die Arten nach dem Verlaufe der sekundären Seitennerven, da diejenigen erster Ordnung fast stets einander parallel laufen. Als charakteristisches Merkmal für *Salix amygdaloides* Anders. werden beispielsweise sternförmige Punkte in den Maschen zwischen den feinsten Verzweigungen der Nerven angegeben. Die besprochene Nervaturanlage der Eichen und Weiden heisst fiedernervig; eine zweite hat den Namen der handförmigen Nervatur erhalten. Hier ziehen vom Ansatzpunkte des Blattstieles aus mehrere untereinander ungefähr gleichwertige Nerven nach dem Blattrande hin. Beide Anlagen können in derselben Gattung vorkommen. So sind die Blätter der Schwarzpappel fiedernervig, während die der Aspe handförmige Nervatur besitzen. Zwischen den stärkeren Nerven breitet sich in beiden Fällen ein wahres Labyrinth tausendfach miteinander verbundener feinerer Nerven aus, die das ganze Blatt in eine Unzahl kleiner nur nach Bruchteilen eines Millimeters zu messender Bezirke zerlegen, in welchen ihre letzten, nicht mehr ohne Mikroskop sichtbaren Enden fast bis zu jeder einzelnen Zelle sich erstrecken.

Seinem anatomischen Bau nach besteht das Leitungssystem der Blätter im wesentlichen aus denselben Elementen wie der leitende Holzkörper des Baumstammes; namentlich fehlen nie Tracheiden oder Gefässe mit verholzten Wandungen in der der Blattoberseite zugekehrten Nervenhälfte und blattunterseits sie begleitende Siebröhrengruppen. Selbst die feinsten Bündel-

[1]) Kienitz-Gerloff, bot. Ztg. 1891.
[2]) Ueber einige Eigenschaften der Keimlinge parasitischer Pilze. Büsgen. Bot. Ztg. 1893.
[3]) 5 th annual rep. of the Missouri bot. Garden 1893. Referat Botan. Centralblatt. 1894 I. 56.

enden enthalten stets zweierlei Elemente, nämlich ausser den Tracheiden noch lange, dünne, röhrenförmige Zellen, die mit dem Siebteil der dickeren Nervenenden in direktem Zusammenhange stehen.[1]) Dazu kommen parenchymatische und oft auch dickwandige, mechanisch wirksame Elemente, und jeder so gebaute Strang ist von einer Parenchymscheide umgeben, deren Glieder in der Grösse den grünen Assimilationszellen gleichen, aber durch Chlorophyllarmut und Längsstreckung in der Richtung der Nerven eine abweichende Funktion verraten. In ihnen häufen sich vorübergehend die Kohlehydrate und eiweissartigen Stoffe[2]) an, welche in dem Siebteil der Nerven dem Blattstiele zuwandern, um von da aus weiter in die Zweige befördert zu werden. Früher hielt man sie für die Wanderungsbahnen der Kohlehydrate[3]) selbst und bezeichnete sie deshalb mit dem Namen Leitscheide. Im Blattstiel laufen die Nervenbündel zusammen, um in dem meist verbreiterten Blattgrunde wieder auseinanderzutreten und an die Organe der Zweige sich in der Weise anzuschliessen, dass ihre Siebteile und Gefässteile in die entsprechenden Partieen der Zweige, in Weichbast und Holzkörper, sich fortsetzen.

Ausser der Wasserleitung haben die Nerven auch eine mechanische Aufgabe zu erfüllen, da bei grösseren Blättern sie es sind, welche der hautförmig ausgebreiteten Spreite Halt verleihen. In erster Linie freilich ergibt sich die Spannung des Blattes aus der Straffheit („Turgescenz“) seiner einzelnen Zellen. Geht diese durch Wasserverlust verloren, so vermögen die Nerven das Schlaffwerden des ganzen Blattes nicht zu verhindern. Immerhin sind sie als Träger der übrigen Blattmasse von Bedeutung. Häufig tragen die Verästelungen der Nerven in der Nähe des Blattrandes auch dazu bei, ein Einreissen des letzteren zu verhüten, in welcher Richtung namentlich bogenförmige Nervenverbindungen, die ihre Konvexität dem Blattrande zukehren, wirksam sind.

Fassen wir nun die grünen Zellen näher ins Auge. Gewöhnlich enthalten sie einen grossen Saftraum, umgeben von wandständigem Protoplasma, welchem ausser dem Zellkern als besonders charakteristische Bestandteile die Chlorophyllkörner eingelagert sind. Diese Körner präsentieren sich als weiche Körperchen von rundlichem Umriss, deren Substanz der des übrigen Protoplasmas gleicht, aber durchtränkt ist von jenem grünen Farbstoff, an dessen Anwesenheit die Fähigkeit der Kohlensäurezersetzung oder Assimilation geknüpft ist. Ja, so eng ist der Zusammenhang dieser Thätigkeit mit dem Chlorophyll, dass grüne Blätter bald abzusterben pflegen, wenn ihnen keine Gelegenheit, die Assimilation auszuüben, gegeben ist.[4]) Im Dunkeln erwachsene und deshalb nicht ergrünte Blätter sind länger lebensfähig. Das Chlorophyll entsteht in der Regel nur am Lichte; selbst wenn die Körperchen, in welchen es sich bildet, in den Zellen vorhanden sind. Auch für gewöhnlich farblose Plastiden (s. p. 54) können oft am Lichte ergrünen und so zu Chlorophyllkörnchen werden. Nur in wenigen Fällen, so z. B. in dem noch im Samen eingeschlossenen Embryo der Tannen, tritt in der Dunkelheit Chlorophyllbildung ein. Die grünen Zellen zeigen folgende Gestalt und

[1]) Kruticky, VIII. Kongress russischer Naturf. und Aerzte. Botanik. St. Petersburg 1890. Referat der russisch geschriebenen Arbeit s. Beihefte z. botanischen Centralblatt. 1891. 417.

[2]) Czapek, Zur Physiologie des Leptoms der Angiospermen. Ber. d. deutschen bot. Ges. XV. 1897. 124.

[3]) Schimper, Ueber Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885. 737.

[4]) Jost, Ueber die Abhängigkeit des Blattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Pringsheims Jahrb. f. w. Botanik. Bd. 27. 1895. Vöchting, Ueber die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationsthätigkeit. Bot. Ztg. 1891. 113.

Anordnung (s. Fig. 61): Unter der Epidermis der Blattoberseite, welche dem stärksten Lichteinfall ausgesetzt ist, befinden sich eine oder einige Lagen cylindrischer oder prismatischer Zellen, die gewöhnlich senkrecht zur Blattfläche gestellt und von relativ engen Intercellularräumen begleitet sind. Man nennt sie Pallisadenzellen. Der Raum zwischen ihnen und der unteren Epidermis ist ausgefüllt von dem sogenannten Lückenparenchym oder Schwammparenchym, ebenfalls chlorophyllhaltigen Zellen, welche bei unregelmässiger Gestalt grosse Luftlücken zwischen sich lassen, die alle untereinander in Verbindung stehen und in den Spaltöffnungen nach aussen münden. Wie das ganze Blatt so besitzen auch die einzelnen Assimilationszellen die Fähigkeit, sich verschiedenen Lichtintensitäten anzupassen. Die ungefähr linsenförmigen Chlorophyllkörner selbst vermögen ihre Gestalt und ihre Lage in den Zellen so zu verändern, dass sie dem Lichte entweder eine breite Fläche oder eine schmale Kante zukehren. Hierauf beruht es, dass stark besonnte Blätter weniger tief grün gefärbt erscheinen als andere. Bei diesen befinden sich die Chlorophyllkörner in Flächen-, bei jenen in Profilstellung oder -Gestaltung.

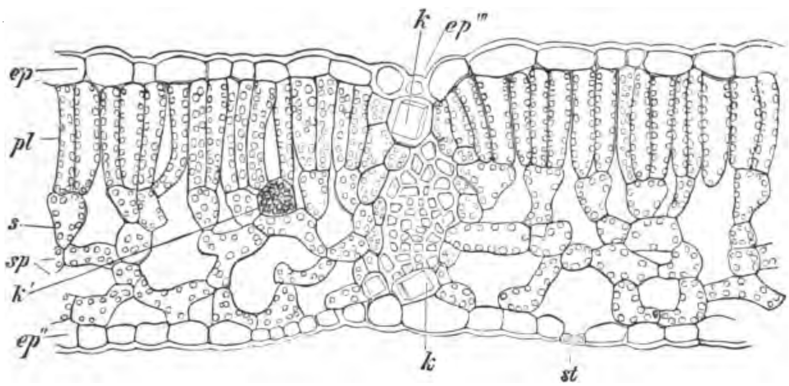


Fig. 61. Querschnitt eines Buchenblattes. *ep* Epidermis der Oberseite, *ep''* Epidermis der Unterseite, *ep'''* gestreckte Epidermiszellen über einem Gefässbündel. *pl* Palissadenparenchym *s* Zellen. welche aus *pl* in das Schwammparenchym *sp* überleiten. *k.* und *k,* Crystallführende Zellen. *st* Spaltöffnung. 360fache Vergrösserung. B. L.

Der Assimilationsvorgang ist in allen seinen Details noch nicht völlig erforscht. Er besteht darin, dass unter Mitwirkung des Tageslichtes in den grünen Zellen aus der Atmosphäre stammende Kohlensäure zersetzt und ihr Kohlenstoff zum Aufbau organischer Substanz verwendet wird. Für jeden Raumteil Kohlensäure wird dabei ein gleiches Volum Sauerstoff aus den Blättern ausgeschieden. Wir kennen, von einigen Bakterien abgesehen, in der ganzen Tier- und Pflanzenwelt keinen anderen Urquell organischer Verbindungen als die grüne Zelle. Nur ihre Thätigkeit vermag dem Organismus Kohlenstoff zuzuführen. Die in diesem Laboratorium erzeugten Stoffe dienen wandernd und sich verwandelnd allen Lebensprozessen als Unterlage. Bemerkenswert ist, dass der Assimilationsgaswechsel gerade umgekehrt verläuft, wie der der Atmung, welche unter Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe geschieht.

Ausser der Zersetzung der Kohlensäure findet nach Schimper[1]) in den

[1]) Flora 1890.

grünen Zellen auch die Zerlegung der Schwefelsäure und Salpetersäure, auch eines Teiles der Phosphorsäure statt, welche durch die Wurzeln aus dem Boden der Pflanze zugeführt werden. Das auffälligste Produkt der Assimilation ist die Stärke, welche in Gestalt glänzender Körnchen im Inneren der Chlorophyllkörner auftritt. Sie bildet mit den Zuckerarten, der Cellulose und einer Reihe anderer nur aus Kohlenstoff und den Elementen des Wassers, Wasserstoff und Sauerstoff bestehender Substanzen die Gruppe der Kohlehydrate, deren Glieder die wichtigsten stickstofffreien Baustoffe des Pflanzenkörpers darstellen. Lange Zeit glaubte man, dass die Stärke nicht nur das am leichtesten sichtbar zu machende, sondern auch das hauptsächlichste Ergebnis der Thätigkeit der grünen Zellen bilde. Nach Brown und Morris [1]) aber wird infolge der Kohlensäurezersetzung zunächst Rohrzucker in den Blättern angehäuft und erst, wenn die so gebildete Zuckerlösung einen gewissen Konzentrationsgrad — in einem Beispiel 6,8 % [2]) — erreicht hat, durch die Chlorophyllkörner aus dem Rohrzucker Stärke erzeugt, weil in deren Form die Kohlehydratmasse am wenigsten Raum wegnimmt und, wie es eine weiter steigende Konzentration der Zuckerlösung thun würde, die Bildung immer neuer Kohlehydratmengen nicht hindert. Natürlich erreicht auch die Stärkeanhäufung in den Chlorophyllkörnern eine Grenze. Die Stärke bleibt ja aber auch nicht in den Blättern liegen. Sie wird unter Umwandlung in Zucker durch Diastase gelöst, die nach Brown und Morris namentlich im Dunkeln in den Blättern sich bildet, und wandert so mit den übrigen im Blatte erzeugten Kohlehydraten durch den Blattstiel nach den Orten, wo sie zur Bildung von Cellulose oder anderweitig verbraucht oder, von neuem in Stärke verwandelt, fernerhin aufgespeichert werden soll. Infolge dieser Vorgänge findet man die Blätter am frühen Morgen leer von Stärke, die dann im Laufe des Tages sich wieder in ihnen anhäuft. Dass ausser Kohlehydraten noch andere Stoffe während des Tages in den Blättern sich bilden, hat Saposchnikoff [3]) hervorgehoben, der zu der Ueberzeugung gelangte, dass ein Teil des Kohlenstoffes der von den Blättern aufgenommenen Kohlensäure bei dem Aufbau der eiweissartigen Stoffe Verwendung finde. Es entsteht in den Blättern nicht soviel Zucker, als aus der thatsächlich zersetzten Kohlensäure erzeugt werden könnte und ihre ganze Gewichtszunahme während der Assimilation übersteigt bisweilen um 50 % die Zunahme ihrer Kohlehydrate.[4])

Unter den äusseren Bedingungen der Assimilation ist vor Allem zu nennen eine ausreichende Beleuchtung. Allgemein gilt der Satz, dass mit zunehmender Lichtintensität auch die Assimilationsthätigkeit steigt und umgekehrt. Die obere Helligkeitsgrenze für die Chlorophyllthätigkeit scheint erst mit der Zerstörung des Farbstoffs einzutreten, welche durch starkes Licht erreicht werden kann. Reinke [5]) zeigte, dass die Wasserpest (*Elodea canadensis*) bei einer Beleuchtung von der 800fachen Stärke des direkten Sonnenlichtes noch mit unverminderter Kraft assimiliert. Sicherlich existieren indessen bezüglich der Lichtbeständigkeit des Chlorophyllfarbstoffes ähnliche Unterschiede zwischen verschiedenen Pflanzen wie bezüglich der in Kapitel 2 besprochenen Lichtempfindlichkeit. Uebrigens kommt nach

[1]) A contribution to the chemistry and physiology of foliages leaves. Journal of the chem. soc. 1893. Referat von Schimper. Botan. Centralblatt. 1893 III. 238.
[2]) Saposchnikoff, Ber. d. deutschen bot. Ges. 1890.
[3]) Berichte der deutschen bot. Ges. 1890. 240.
[4]) Menze cit. bei Saposchnikoff l. c.
[5]) Bot. Ztg. 1883.

Wiesner [1]) in der Natur den Blättern einer Pflanze in der Regel nur ein beschränkter Teil des Lichtes zu Gute, welches einer bestimmten Stelle der Erdoberfläche von dem ganzen Himmelsgewölbe während eines Tages zugestrahlt wird. Durch Absorption in der Umgebung wird auch für von der Sonne beschienene Blätter ein grosser Prozentsatz dieses „gesamten Tageslichtes" vernichtet. So beobachtete Wiesner, bei einer Intensität des gesamten Tageslichtes = 4,45 der Bunsen-Roscoe'schen Einheit der chemischen Lichtstärke, am Rande eines dichten, aber noch unbelaubten Waldes an einer von der Sonne beschienenen Stelle nur die Lichtstärke 0,29. Innerhalb eines Buchenwaldes betrug der faktische Lichtgenuss eines in der Tiefe der Krone gelegenen Blattes nur $^1/_{16}$, am Boden nur $^1/_{18}$ bis $^1/_{30}$ des gesamten Tageslichtes. Indessen kann die faktische zu Gebote stehende Lichtmenge im Inneren einer Baumkrone (Cynometra) unter $^1/_{80}$ des gesamten Tageslichtes herabsinken und selbst in der Peripherie der Krone eines freistehenden Baumes nur den dritten oder halben Wert derselben betragen. Von diesem Lichte geht noch ein Teil durch Reflexion an der Blattoberfläche für die Blattarbeit verloren. So erscheint es natürlich, dass alle gut oder üppig gedeihenden Gewächse, wie Wiesner meint, auf erheblich geschwächtes Tageslicht angepasst sind, „vor allem auf diffuses Licht, ferner auf in seiner Intensität abgeschwächtes Sonnenlicht, welches, abgesehen von dem peripher gestellten Laube freistehender Gewächse, nur kurz und vorübergehend die Organe bestrahlt".

Ueber die untere Grenze der wirksamen Beleuchtung liegen leider nur sehr wenige Angaben vor. Bei der Rotbuche und anderen dichtbelaubten Bäumen fand Wiesner,[2]) dass die dem Helligkeitsminimum im Inneren der Krone ausgesetzten Blätter nicht oder nur spurweise assimilierten. Ein Unterschied im Assimilationsgrad zwischen den äussersten Blättern der Krone und etwas tiefer gelegenen, aber noch durch starkes diffuses Licht und geschwächtes Sonnenlicht beleuchteten Blättern liess sich nicht konstatieren. Bei der Birke war ein deutlicher oder gar grober Unterschied in der Stärkemenge je nach der Lage der Blätter innerhalb der lichten Krone nicht erweislich. Blätter, die so schlecht beleuchtet sind, dass sie nicht mehr assimilieren können, sterben und fallen ab, welcher Prozess weiterhin den Tod der blattlos gewordenen Zweige nach sich zieht.

Des allgemeinen Interesses wegen, welches diesen Dingen zukommt, seien hier noch Angaben Wiesners über die tägliche Periode der im Inneren der Baumkronen herrschenden Lichtintensität mitgeteilt:

Im Beginne der Belaubung und bei schwach belaubten Bäumen ist die Intensität des Innenlichtes der Bäume der Intensität des totalen Tageslichtes proportional. Bei dichtbelaubten Bäumen tritt Mittags in der Regel ein Lichtminimum ein, d. h. die Intensität des inneren Baumlichtes erfährt zur Zeit des höchsten Sonnenstandes eine häufig starke Depression, hervorgerufen durch die Lichtlage der Blätter, welche dem Eintritt des Zenithlichtes ein grosses Hindernis entgegenstellt. Bei Bäumen, welche ihre Blätter beim Eintritt der fixen Lichtlage zum Teil nach dem Seitenlicht, zum Teil nach dem Oberlicht orientieren (Birke), ist das Mittagsminimum von zwei Maximis begrenzt. Bei Bäumen endlich, deren Blätter dem Zenithlichte durch Profilstellung ausweichen (Robinia), kann sich bei schwacher Belaubung ein Mittagsmaximum einstellen. Bei sommergrünen Gewächsen unterliegt die Inten-

[1]) Bemerkungen über den faktischen Lichtgenuss der Pflanzen. Ber. d. deutschen botan. Ges. Bd. XII. 1894.

[2]) Unters. über den Lichtgenuss der Pflanzen etc. Sitz.ber. d. k. Akad. in Wien. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. CIV. Abth. I. 1895.

sität des Innenlichtes der Baumkrone einer Jahresperiode, indem vom Beginne der Belaubung an bis zur Erreichung des stationären Wertes das Mittagsminimum sinkt. Die stationär gewordenen Minima des Innenlichtes der Bäume sind für bestimmte Species innerhalb bestimmter, durch die Variation der Art bedingten Grenzen im Mittel konstant. So ist für Wien (Juni) beim Buchsbaum das Verhältnis der Gesamtintensität des Innenlichtes zur Gesamtintensität des totalen Tageslichtes (s. p. 141) gleich $^1/_{108}$, bei der Buche (Waldform) $^1/_{60}$, bei Acer campestre $^1/_{43}$, bei Pinus Laricio $^1/_{11}$, der Birke $^1/_9$ und der Lärche $^1/_5$. Bei weitem die grösste Menge des im Inneren einer Baumkrone vorhandenen Lichtes ist nicht durch die Blätter hindurchgegangen, sondern strahlt durch deren Lücken ein. Dies ist für das Baumleben von grosser Bedeutung, weil Licht, welches auch nur ein Blatt durchsetzt hat, nicht mehr im Stande ist, in einem zweiten Blatte der Kohlensäureassimilation zu dienen, obschon es noch dazu ausreicht, das Ergrünen, d. h. die Bildung des Chlorophyllfarbstoffes selbst, zu bewirken.[1]) Die untere Grenze der Lichtintensität, welche dies vermag, ist nach Wiesner etwa gleich einem Zehntel der Lichtstärke einer Normalkerze. Indessen ist es weniger die Schwächung der Intensität als die Aenderung der Zusammensetzung, welche das Licht beim Passieren eines Blattes zu fernerer Assimilationsthätigkeit untauglich macht. Die letztere ist hauptsächlich den Strahlen der dem Rot angrenzenden Hälfte des Spectrums eigen und gerade diese werden eben in den Chlorophyllkörnern absorbiert. Beiläufig sei bemerkt, dass auch elektrisches Licht Assimilation bewirken kann.[1]) Die Blätter der Hainbuche verarbeiteten nach Kreussler in trübem Tageslicht pro Stunde und Quadratdecimeter einseitiger Blattfläche 13.7 mg Kohlensäure oder das siebenfache der Atmung, bei elektrischem Lichte von 1000 Normalkerzen im Abstande von 31 cm 28.5 mg oder das fünfzehnfache der Atmung. Bei 1—1.5 m Abstand wurde die Wirkung der elektrischen Lampe auf Blätter in vielen Versuchen schon so schwach, dass die Assimilation nicht oder kaum hinreichte, den Atmungseffekt auszugleichen. Dass die unter dem Einflusse des elektrischen Lichtes gebildeten Gewebe von den normalen abweichen, wurde schon früher (Kapitel VIII, 5) bemerkt.

Ausser vom Lichte hängt die Assimilationsthätigkeit der Blätter von allen den anderen äusseren Bedingungen ab, welche zum Leben der Zellen überhaupt erforderlich sind, so vor allem von einer ausreichenden Mineralstoffzufuhr. Die Blattthätigkeit steigt mit der Beleuchtung, aber nur solange eine entsprechende Ernährung vom Boden her stattfindet. Mangelt es an mineralischer Nahrung, so arbeiten die Blätter nicht mit voller Kraft. Einige Angaben Robert Hartigs mögen dies erläutern.

Ein ungefähres Mass für die Anzahl der Blätter eines Baumes gibt das Gewicht der diese tragenden jüngsten Zweige, des sogenannten Feinreisigs. Die Holzmenge, welche verschiedene Bäume auf 1 Kilo Feinreisig produzieren, wird also ein Mass für die Energie ihrer Blattthätigkeit sein können. Beispielsweise erzeugte bei Eichen im Spessart im Mittel der Probestämme 1 Kilo Feinreisig

in	33 jährigem	Alter	0,753	Liter	Holz	im	Jahre
in	90	„	0,275	„	„	„	„
in	246	„	0,262	„	„	„	„
in	400	„	0,230	„	„	„	„

[1]) Bonnier, Comptes rendus h. d. s. de l'academie des sciences T. CXV. 1892. 447 und 475. Referate Botan. Ztg. 1893 p. 75 und 129. Kreussler, Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung d. Pflanzen und einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landwirtschaftl. Jahrb. 1885. Referate: Just's botan. Jahresbericht. XIV. Jahrgang. 1886. I 87.

Daraus wäre auf eine höhere Ernährungsthätigkeit der Blätter während der Jugendzeit des Baumes zu schliessen.

Für unsere Fragen von Interesse ist ein Vergleich der auf obige Weise bestimmten Ernährungsenergie der Blätter eines auf gutem Boden erwachsenen Bestandes mit der eines solchen, der unter weniger günstigen Bodenverhältnissen erzogen wurde.

Auf gutem Standort produzierte ein Kilo Feinreisig an Holz bei den verschiedenen Klassenstämmen:

I	1,405 Liter
II	1,200 „
III	0,813 „
IV	0,538 „
V	0,303 „

Auf geringerem Standorte produzierte ein Kilo Feinreisig an Holz bei den verschiedenen Klassenstämmen:

I	0,259 Liter
II	0,335 „
III	0,270 „
IV	0,283 „

Man erkennt, dass die gleiche Blattmenge bei gleicher Beleuchtung auf dem besseren Standorte bedeutend energischer gearbeitet hat, als auf dem weniger guten.

Von speziellerem Interesse ist noch, dass die Assimilation durch Zufuhr grösserer Kohlensäuremengen als für gewöhnlich in der Atmosphäre vorhanden sind, gesteigert werden kann. Kreussler [1]) fand unter Benutzung einer elektrischen Bogenlampe als konstanter Lichtquelle bei Carpinus betulus mit Vermehrung des prozentischen Gehaltes an Kohlensäure in der Luft eine anfangs rasche, dann immer mehr nachlassende Steigerung der Assimilation. Die beste Wirkung wurde bei etwa 1—10% Kohlensäure erzielt. Bei noch höheren Prozentsätzen trat der entgegengesetzte Erfolg ein. Als günstigste Temperatur für die Assimilationsthätigkeit wird etwa 30° Celsius angegeben [2]); doch findet sie noch bei 0,2°, 0,6° und selbst bei Temperaturen, die etwas unter 0° liegen, statt. Lärchennadeln zersetzen nach Boussingault [3]) noch bei 0° bis 2.5° merkliche Mengen von Kohlensäure und Mer [4]) fand dementsprechend ein-, zwei- und dreijährige Koniferennadeln schon von Mitte März ab Stärke bildend, während die Temperatur noch oft unter 0° sank. Andrerseits soll die Assimilationsgrenze der Birke bereits bei + 7.5° C. liegen [5]). Interessant, aber noch näher zu prüfen sind Angaben Wiesners [6]), nach welchen Licht und Wärme sich in ihrer Bedeutung für die Assimilation bis zu einem gewissen Grade vertreten können. Mit der Abnahme der Temperatur der Umgebung, in welcher die Pflanze sich ausbreitet, meint er, steigt ihr Lichtbedürfnis.

Unter den inneren Bedingungen der Assimilation, den Verhältnissen, welche im Innern der Blätter herrschen müssen, wenn sie die äusseren Umstände sollen ausnützen können, ist zuerst zu nennen eine ausgiebige Abfuhr der Assimilationsprodukte. In dem Masse, wie die Anhäufung der Assimilate im Blatte zunimmt, verlangsamt sich die Neubildung derselben bis sie ganz aufhört, sodass die Pflanze selbst die Assimilationsthätigkeit nach ihrem Bedarf reguliert. Den Maximalgehalt an Kohlehydraten fand

[1]) Ueber eine Methode zur Beobachtung der Assimilation etc. Landwirtschaftl. Jahrb. 1885.

[2]) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. I. 1881. 207.

[3]) cit. bei Pfeffer l. c.

[4]) Comptes rendus h. der Pariser Akademie. Januar 1891.

[5]) R. Weber, Lehrbuch der Forsteinrichtung. 1891. 133.

[6]) Unters. über den Lichtgenuss etc. Sitzungsber. der Wiener Akademie. Math. nat. Klasse. Bd. CIV Abth. I. 1895.

[7]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 2. Aufl. 1896.

Saposchnikoff (l. c.) in den Blättern von Vitis labrusca zwischen 11—19 g pro 1 □m Blattfläche oder zwischen 17—25 % des Trockengewichtes schwankend; bei Rubus caesius zwischen 14,6—15,7 g resp. 23,3— 25,6 %. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Abfuhr der Kohlehydrate geschieht, ist von dem Verbrauch derselben abhängig. Ihr tägliches Maximum liegt in der ersten Nachtstunde, der Zeit also, um welche, wie wir wissen (s. Kap. IV), das Dickenwachstum der Bäume vor sich geht. Sehr begünstigt wird die Abfuhr der Assimilate durch Wärme, sodass sie bei besonders hoher Temperatur so rasch erfolgen kann, dass die in den Blättern vorhandene Zuckerlösung die Konzentration nicht erreicht, welche zur Stärkebildung notwendig ist. Die untere Temperaturgrenze für den Vorgang liegt bei verschiedenen Pflanzen verschieden hoch.

Die Assimilationstüchtigkeit der Blätter verschiedener Pflanzen ist im allgemeinen verschieden und auch unter den Blättern eines und desselben Gewächses finden sich Differenzen, welche besonders von deren Gehalt an Chlorophyllkörnern abzuhängen scheinen. So ist z. B. der Zuwachs von Kiefern, Tannen und Fichten nicht proportional der Zahl und dem Gewicht der Nadeln. Die Thätigkeit der letzteren muss also Unterschiede zeigen, und wenn diese, wie bei den vorliegenden Angaben vorausgesetzt wird, nicht auf Ernährungsverschiedenheiten der Beobachtungsexemplare beruhen, so darf man sie auf die Qualität der Nadeln zurückführen.[1]) Nach Mer[2]) schwankt die Thätigkeit der Chlorophyllkörner einer und derselben Pflanze nach der Jahreszeit. Er fand in Koniferennadeln im April mehr Stärke als in jeder anderen Jahreszeit, namentlich auch mehr als im Herbst, wo ebenso wenig wie an dem erstgenannten Termin ein Verbrauch im Cambium stattfand, und erklärt dies daraus, dass das Chlorophyll der betreffenden Bäume aus inneren Gründen im Herbst weniger thätig sei als im Frühjahre. Ueber die Differenzen in der Assimilationsenergie der verschiedenen Baumarten liegen erst sehr wenige Untersuchungen vor. N. J. C. Müller[3]) drückt die Assimilationsenergie einiger Bäume dadurch aus, dass er die Wärmeeinheiten angibt, welchen der von 1 Quadratcentimeter Blattoberfläche in einer Minute reduzierte Kohlenstoff entspricht:

Fichte	0,00647	Kiefer	0,0079
Buche	0,0119	Buche	0,0276
Hainbuche	0,04248	Erle	0,0546

Die vom Sonnenlicht zugeführte Kraft entsprach für dieselbe Zeiteinheit und Oberfläche 0,68675 Wärmeeinheiten, von welchen also die Nadelhölzer nur etwa 1 %, die Laubhölzer 2—7 % der zugeführten Energie ausgenutzt hatten. Es entspricht dies auch, meint Ramann (l. c. p. 296) den thatsächlichen Verhältnissen, da z. B. ein Kiefernbestand gegen einen Buchenbestand, wenn man die Nadeln und Blätter mit in Rechnung zieht, fast um die Hälfte an Produktion organischer Substanz zurückbleibt.

5. Aenderungen der Blattstruktur unter dem Einflusse äusserer Umstände.

Wie wir schon bei der Betrachtung des Holzkörpers der Bäume konstatieren konnten, dass seine anatomische Struktur unter einem Wechsel

[1]) Schwappach, Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen. 1893. 644. Bertog, Forstlich-naturw. Ztschr. 1895. 178.

[2]) Comptes rendus d. Pariser Akademie. Januar 1891.

[3]) Botan. Untersuchungen. Heidelberg 1876, 373, cit. nach Ramann, Forstl. Bodenkunde etc. 296.

der äusseren Bedingungen recht bedeutende Schwankungen zeigt, so finden wir auch die Gestaltung des grünen Blattparenchyms mancherlei derartigen Veränderungen unterworfen. Bei der Betrachtung der nebenstehend abgebildeten Blattquerschnitte sollte man nicht glauben, es mit ein und derselben Pflanze zu thun zu haben.[1]) Fig. 62 zeigt dickwandige Epidermiszellen, darunter ein mächtiges zweischichtiges Pallisadenparenchym und ein verhältnismässig lückenarmes Schwammparenchym, während wir in Fig. 63 unter einer nur zartwandigen Epidermis eine einzige Lage kleiner und durch weite Zwischenräume getrennter Pallisaden und entsprechend spärliches Schwammparenchym erkennen. Fig 62 stellt ein Buchenblatt von sonnigem, Fig. 63 ein eben solches von sehr schattigem Standorte dar. Ersteres ist fast dreimal so dick als das letztere. Die weiten Zwischenräume zwischen den pallisadenähnlichen Zellen des Schattenblattes lassen bereits vermuten, dass dieses einen grösseren Gehalt an Lufträumen besitzen müsse, als das Sonnenblatt, und direkte Messungen ergaben in der That, dass die Grössendifferenz der Intercellularräume von Schatten- und Sonnenblättern von *Sambucus nigra* und der Rotbuche 10 % betrug. Der mittlere Prozentanteil der Lufträume an den Blättern der ersteren Pflanze betrug $24\frac{1}{2}$ (Extreme 16 und 26 %), der Buche 23 % (Extreme 19 und 29 %).

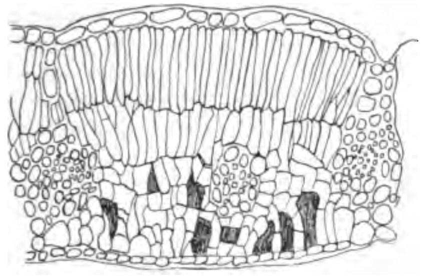


Fig. 62. Querschnitt durch ein bei guter Beleuchtung erwachsenes Buchenblatt. Nach Stahl.

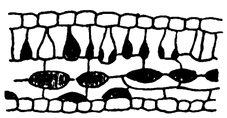


Fig. 63. Querschnitt eines in starkem Schatten erwachsenen Buchenblattes. Nach Stahl.

Die angegebenen Merkmale der Sonnen- und Schattenblätter bieten wiederum ein Beispiel für die wunderbare Selbstregulation des pflanzlichen Organismus. Im feuchten Schatten wird die, wie wir noch sehen werden, zum Leben notwendige Transpiration gehoben durch Vermehrung des die grünen Zellen umspülenden Luftquantums und Schwächung der die Verdunstung hemmenden Epidermis; in der Sonne wird ein Transpirationsübermass verhindert durch Stärkung der Epidermis und Verkleinerung der Lufträume im Blatt. Und auch das ist nicht bedeutungslos, dass im Sonnenblatt gerade die zur Blattfläche senkrechten Elemente so stark entwickelt sind. Vermöge der Richtung ihrer Längenausdehnung befördern sie die rasche Ableitung der Assimilate, indem sie ihnen einen bequemen, möglichst wenig durch Querwände versperrten Weg zu den Gefässbündeln bieten. Dies wieder setzt sie in den Stand, die günstige Beleuchtung ihrem hohen

[1]) Stahl, Ueber den Einfluss der Lichtintensität auf Struktur und Anordnung des Assimilationsparenchyms. Bot. Ztg. 1880. id. Ueber den Einfluss des sonnigen und schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. Jenaische Ztschr. f. Naturwissenschaften. 1883. Bd. 16. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie II. Aufl. 1896.

Chlorophyllgehalt entsprechend auszunutzen. GÉNEAU DE LAMARLIÈRE [1]) hat denn auch festgestellt, dass unter gleichen äusseren Bedingungen wirklich Sonnenblätter eine stärkere Assimilationsthätigkeit entwickeln als Schattenblätter, wie sie auch in der Intensität der Atmung die letzteren übertreffen.

Während z. B. Sonnenblätter der Buche 0,038; 0,081; 0,023 cc Kohlensäure zersetzten, zersetzten Schattenblätter 0,024; 0,068; 0,017 cc Kohlensäure.

Für die Eiche ergab sich:

Sonnenblätter: 0,064; 0,050 } cc Kohlensäure zersetzt.
Schattenblätter: 0,037; 0,037 }

Der Unterschied wäre noch grösser, wenn nicht die Thätigkeit der geringeren Chlorophyllmenge in den Schattenblattzellen durch die grossen, die Kohlensäurezufuhr erleichternden Lufträume unterstützt würde.[2])

Von hohem Interesse ist die merkwürdige Thatsache, dass ganz ähnlich wie starke Besonnung auf den Blattbau eine Zufuhr von Kochsalz durch die Wurzeln wirkt. Danach scheint die Wasserversorgung der Zellen die erste Rolle als direkte Ursache zu spielen. Dem Sonnenblatt droht Wasserverlust durch übermässige Transpiration; das „Salzblatt", wenn man so sagen darf, leidet an Behinderung der Wasserzufuhr durch die diosmotischen Eigenschaften der Salzlösung.[3]) Erwähnt sei noch, dass auch die Koniferennadeln je nachdem sie im Schatten oder der Sonne sich entwickeln, erhebliche Gestaltverschiedenheiten erkennen lassen. So zeigen die Schattenblätter der Weisstanne die bekannte glatte Form, während die Nadeln stark besonnter Triebe mehr den Querschnitt der Fichtennadeln besitzen. Eine auffallende Vermehrung der Lufträume im Schattenblatt ist nach den vorliegenden Abbildungen [4]) weder bei der Tanne noch der Fichte ersichtlich.

6. Die Koniferennadeln.

Die Eigentümlichkeiten der Gestalt und des anatomischen Baues, durch welche die Koniferennadeln sich von anderen Blattgebilden unterscheiden, erklären sich, wie schon in Kap. I hervorgehoben wurde, daraus, dass sie den Winter überdauern müssen, die Jahreszeit des Eisanhanges, der drohenden Vertrocknung und der gesteigerten Not der Tierwelt. Mit der Nadelform hängt die Anordnung der grünen Zellen rings um einen centralen Gewebestrang zusammen, in welchem je nach Gattung und Art wechselnd ein oder zwei Gefässbündel sich hinziehen. Neuerdings [5]) wird die Anatomie der Nadeln für die systematische Charakteristik der Koniferenarten verwertet und in der That erfährt das Bestimmen hierdurch eine erhebliche Erleichterung. Freilich bedarf es dazu meistens eines Mikroskops; ein Merkmal wenigstens lässt sich aber auch mit einer guten Lupe erkennen: die Lage der die Tannennadeln der Länge nach durchziehenden Harzgänge, welche z. B. die Unterscheidung von *Abies pectinata* und ihren näheren Ver-

[1]) Sur la respiration, la transpiration et le poids sec des feuilles developpées au soleil et à l'ombre. Comptes rendus der Pariser Akademie. T. CXV. Nr. 9 und 15. Ref. botan. Centralblatt. 1892. IV. 331 und 1893. I. 148.

[2]) MONTEMARTINI, Intorno alla anatomia e fisiologia del tessuto assimilatore delle piante. Ref. Botan. Centralblatt. 1895. III. 74. Atti dell' Istituto bot. d. R. Univ. di Pavia. Ser. II. vol. IV.

[3]) LESAGE, Revue générale de Botanique 1890. cit. bei SCHIMPER: Schutzmittel des Laubes gegen Transpiration. Sitzungsber. d. Berliner Akademie d. Wissensch. 1890. II.

[4]) HEMPEL und WILHELM, Die Bäume und Sträucher des Waldes.

[5]) E. KÖHNE, Deutsche Dendrologie.

wandten von der Gruppe der *Abies balsamea*, *sibirica*, *Veitchii* u. a. gestattet. Bei der ersteren Artengruppe (Fig. 64, I) verlaufen die Harzgänge dicht unter der Epidermis, bei den beiden anderen Arten tiefer im Inneren der Nadel zwischen den grünen Zellen (s. Fig. 64 II); wenn man daher quer durchschnittene Nadeln etwas drückt, so sieht man an entsprechenden Stellen der Querschnitte kleine Harztröpfchen hervortreten.

Für die Lebensdauer der Nadeln einiger Koniferen gibt MAY[1]) folgende Zahlen an:

Pinus laricio Poir.	$2^1/_2$—$4^1/_2$ Jahre und höheres, meist $3^1/_2$—$4^1/_2$ jähriges Alter.
Pinus montana Mill.	In der Jugend liegt die Altersgrenze bei $4^1/_2$ bis $8^1/_2$, meist aber bei $5^1/_2$ Jahren; im Alter bei $5^1/_2$—$10^1/_2$ meist $7^1/_2$ Jahren.
Pinus cembra L.	$3^1/_2$ Jahre. $4^1/_2$ jährige Nadeln sind Ausnahmen.
Pinus Strobus L.	$1^1/_2$—$4^1/_2$, weiss $2^1/_2$ Jahre.
Tsuga canadensis Carr.	$1^1/_2$—$3^1/_2$, meist $2^1/_2$ Jahre.
Pseudotsuga Douglasii Carr.	Am Haupttrieb $2^1/_2$—$4^1/_2$, meist $2^1/_2$—$3^1/_2$ Jahre; an den Seitenzweigen $3^1/_2$—$6^1/_2$, selten $7^1/_2$, meist $3^1/_2$—$5^1/_2$ Jahre.
Abies Pinsapo Boiss.	Am Mitteltrieb $3^1/_2$, an Seitentrieben $9^1/_2$—$12^1/_2$ Jahre.

Bei der gemeinen Kiefer werden nach den vorhandenen Angaben die Nadeln 2—3 Jahre alt, bei *Thuja occidentalis* 3—4 Jahre, bei dem Taxus und dem gemeinen Wachholder 4—5, bei der Fichte 4—6, der Weisstanne 5—7 Jahre. Der Nadelfall geschieht nicht plötzlich, wie der Fall der Laubblätter, sondern die Nadeln eines Triebes vermindern sich mehr allmählich, indem z. B. bei der gemeinen Kiefer im September eines jeden Jahres eine grössere, im Oktober und November je eine kleinere Anzahl von ihnen sich ablöst. Die Fichtennadeln fallen das ganze Jahr hindurch, am reichlichsten aber im Mai. Grössere Nadelfälle in anderen Monaten werden wohl durch Insekten oder sonstige Schädlinge veranlasst. Die Dauer der Nadeln wechselt nach den äusseren Verhältnissen. So beschleunigt unzureichende Beleuchtung ihren Untergang, was nach dem oben über die Abhängigkeit der Blätter von ihrer Assimilationsthätigkeit Gesagten verständlich ist. Beim Betrachten eines mehrjährigen Kiefernzweiges fällt es auf, dass die Nadeln der verschiedenen ihn zusammensetzenden Jahrestriebe verschieden lang sind. Bald sind die einjährigen Nadeln grösser, bald sind sie kleiner als diejenigen, welche schon zwei Jahre lang am Baume sitzen. An einem besonders günstigen 14—16 jährigen Bestande von Schwarzkiefern (*Pinus laricio*), dessen Individuen bis zu vier Jahren alte grüne und ausser-

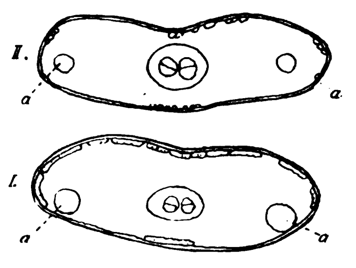


Fig. 64. *I.* Querschnitt der Nadel von *Abies cephalonica*. *II.* id. von *Abies Veitchii*. Nach KÖHNE. *a* Harzgänge. Direkt unter der Epidermis Gruppen von hartem Unterhautgewebe. In der Mitte der Mittelnerv mit zwei Gefässbündeln.

[1]) Die Lebensdauer der Nadeln bei einigen immergrünen Nadelhölzern (Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen. Bd. XXVI, 1894. Dort weitere Litteratur. Vgl. auch DÖBNER-NOBBE, Botanik für Forstmänner. IV. Aufl. 1882.)

dem noch bis elfjährige vertrocknete Nadeln trugen, fand MEISSNER [1]), dass die Länge derselben von Jahrestrieb zu Jahrestrieb eine Zeitlang zu, dann eine Zeitlang stetig abnahm, um weiterhin wieder zuzunehmen und so fort. Die Nadellänge der verschiedenen Jahre erwies sich anscheinend unabhängig von der Durchschnittstemperatur der Vegetationszeit, wird aber möglicherweise durch die Feuchtigkeitsverhältnisse und die Menge der im Stamme angesammelten Reservestoffe beeinflusst. Ueber diese Punkte sind noch Beobachtungen und Versuche anzustellen. Bedeutungslos für die Nadellänge ist die Länge der Internodien. Lange Sprosse bringen manchmal gerade kurze, kurze Sprosse lange Nadeln hervor. Unter gleichalterigen Nadeln sind die des Haupttriebes grösser als die der Seitentriebe erster, diese wieder grösser als die der Seitentriebe zweiter Ordnung und wenn am Haupttriebe die Nadeln grösser oder kleiner werden, so geschieht dasselbe auch an den Seitentrieben. Wenn endlich ein Seitentrieb an Stelle eines zerstörten Gipfeltriebes sich aufrichtet und selbst zum Gipfelspross wird, so bekommt er fortan auch längere Nadeln. Mehrjähriges Längenwachstum der Kiefernadeln konnte MEISSNER nicht konstatieren; wohl aber wachsen dieselben im Laufe der Zeit in die Dicke, indem von Jahr zu Jahr die Elemente ihres Siebteils und etwas auch die des Gefässteiles sich vermehren. Ob, wie KRAUS angibt, bei der Tanne, Fichte u. a. die Nadeln jedes Jahr gleich lang gebildet werden, ist noch näher zu untersuchen.

7. Die Laubblätter im Herbst.

Wenn die Nachttemperaturen sich dem Gefrierpunkt nähern und die uns zugestrahlte Lichtmenge schon tief herabgesunken ist, dann erfolgt unter Vermittelung einer ganzen Reihe physiologischer Vorgänge die Abstossung der Laubblätter vom Baume. Nicht aber sind es die äusseren Umstände, welche diese Erscheinung in erster Linie hervorrufen, wennschon sie den Zeitpunkt ihres Eintretens beeinflussen. Aus innerer Notwendigkeit treten Tod und Abfall der Blätter ein. Sie sind periodisch wiederkehrende normale Prozesse, im Interesse des Baumes im Laufe der Zeit entwickelte Anpassungserscheinungen.

Die dem Blattfall vorausgehende Verfärbung der Blätter steht mit dem ersteren nicht notwendig im Zusammenhang, denn einerseits fallen viele Blätter grün ab und andrerseits erleiden auch nicht abfallende Blätter, wie die des Epheu, eine herbstliche Farbenänderung. Die Verfärbung besteht in der Bildung eines roten, im Zellsaft sich lösenden Farbstoffes und dem Zerfall der Chlorophyllträger unter dem Auftreten einer Anzahl gelb gefärbter Körnchen. Das Mengenverhältnis des roten und des gelben Stoffes ergibt den Farbenton des herbstlichen Blattes. Rotfärbung zeigen namentlich verschiedene, aus Amerika eingeführte Pflanzen, wie amerikanische Eichen, der Essigbaum (*Rhus typhina*) und wilde Wein (*Ampelopsis hederacea* W.); dann Spitzahorn, Berberitze, Hartriegel, Pfaffenhütchen, Birnbaum, die beiden Schneeballarten (*Viburnum Opulus* und *V. lantana*), die Aspe und andere, also Pflanzen ganz verschiedener Familien. Ulme und Hainbuche färben, wie die grosse Mehrzahl unserer Laubbäume, ihre Blätter im allgemeinen gelb, doch können auch bei ihnen rote Blätter auftreten. Nur gelb werden die Blätter des Massholder (*Acer campestre*), Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*),

[1]) Studien über das mehrjährige Wachsen der Kiefernadeln. Botan. Ztg. 1894.

der Erle, Esche, Birke, Linde, Ross- und Edelkastanie, Robinie, Walnuss und anderer mehr. Der Eintritt der Rotfärbung der gealterten Blätter wird durch das Licht begünstigt, wie sich beim wilden Wein leicht konstatieren lässt. Alle Blattstellen, welche von benachbarten Blattteilen beschattet waren, pflegen sich durch gelbe Färbung neben dem leuchtenden Rot der anderen bemerklich zu machen. Aus demselben Grunde tritt die Rotfärbung gewöhnlich nur an der Blattoberseite auf, so dass man sie, wie NÖRDLINGER[1]) angibt, in manchen Fällen abschaben kann. Bei dem wilden Wein sind hauptsächlich die obere Epidermis und die Pallisaden gefärbt, doch fehlt das Rot auch nicht ganz in der Epidermis der Blattunterseite.

Der Zeitpunkt des Eintritts der Verfärbung wird durch niedere Temperatur und Trockenheit beeinflusst. Es ist auffallend, wie sehr die Vergilbung der Blätter durch die ersten kalten Oktobernächte beschleunigt wird und NÖRDLINGER[1]) gibt an, dass in den abnorm trockenen Sommern der Jahre 1834 und 1842 unsere Bäume schon im Juli und August, zuerst an der Süd- und Westseite, ihr herbstliches Gewand angelegt hätten. Auf der ganzen Länge des Nordabhangs der schwäbischen Alp zieht sich nach demselben Beobachter durch den Laubwald ein schmaler Streifen mit flachem Steingrund, auf welchem die Belaubung sich um einige Wochen früher färbt als darüber und darunter. Die winterliche Farbenänderung der sogenannten immergrünen Pflanzen wird durch das Zusammenwirken von Licht mit niederer Temperatur hervorgerufen; nur Rotfärbung kann, nach HABERLANDT, auch vom Lichte unabhängig den Eintritt mancher Blätter in die Vegetationsruhe begleiten. Die Verfärbung macht sich demzufolge besonders auf der Sonnenseite der Koniferenwipfel und an der Sonne ausgesetztem Mauer bekleidendem Epheu bemerklich. Die Blätter des letzteren werden sehr dunkel rotbraun, während Kiefernadeln eine mehr gelbbraune Farbe annehmen. Rote Farbentöne beruhen auch hier auf dem Erscheinen eines roten Stoffes im Zellsaft, während Braun durch eine Umwandlung des Chlorophylls in einen braungrünen Körper hervorgerufen wird. Beide Färbungen werden durch die Frühlingswärme wieder rückgängig gemacht und können auch im Winter durch Einbringen der verfärbten Zweige ins Zimmer beseitigt werden.

Fragen wir nach den Folgen der herbstlichen Verfärbung für das Baumleben, so ergibt sich eine solche, wenigstens für die Rotfärbung, aus den physikalischen Eigenschaften dieses Farbstoffes. Er besitzt ein grosses Absorptionsvermögen für Wärmestrahlen und vermag daher den von ihm erfüllten Zellen und deren Umgebung Sonnenwärme zuzuführen. Eine Temperaturerhöhung ist aber bei der niederen Luftwärme der Oktobertage für die Blätter wichtig zur Unterstützung der Auswanderung der Stärke. STAHL,[2]) dem wir die Geltendmachung dieses Gesichtspunktes verdanken, ist der Ansicht, dass die bei kräftiger Insolation eintretende Erwärmung der von roten Gewebeschichten umgebenen Leitungsbahnen der Stengel, Blattstiele und Blattnerven um mehrere Grade stärker ausfällt als dort, wo das Blattrot fehlt. Dass besonders in den tagsüber am besten beleuchteten Teilen der Blätter das Blattrot auftritt, passt gut dazu, dass gerade diese des Nachts der stärksten Ausstrahlung unterliegen und also am meisten sich abkühlen. Die Rotfärbung so vieler junger Triebe im Frühling hat denselben Grund. Auch ihnen ist die gesteigerte Erwärmung von Nutzen, zumal die roten Zellsäfte die sie passierenden Lichtstrahlen ihrer Fähigkeit nicht berauben, in den Chlorophyllkörnern Assimilationsthätigkeit her-

---

[1]) Forstbotanik I. Daselbst auch Angaben über die Verbreitung der Rotfärbung.

[2]) Ueber bunte Laubblätter. Extrait des Annales du Jardin botanique de Buitenzorg vol. XIII, 2. p. 137. Ref. botan. Ztg. 1896. 2. Abth. p. 209.

vorzurufen. Die hierfür bedeutungsvollen grünen Strahlen werden von ihnen ja durchgelassen.

Die Verfärbung der Blätter im Herbst ist nur ein äusseres Zeichen tief gehender Umwandlungen, welche in ihrem Inneren stattfinden. Dass die Chlorophyllkörner sich zersetzen und bis auf unbedeutende gelbliche Körnchen verschwinden, wurde schon erwähnt. Ein ähnliches Schicksal erleidet der Zellkern, der aber auch in ganz vergilbten Blättern noch lange nachweisbar bleibt. Ueberhaupt erlischt das Leben erst längere Zeit nach der Zerstörung des Chlorophylls. Von anderen Inhaltsstoffen der Blattzellen verschwindet namentlich die Stärke. So lange das Chlorophyll noch grün ist, findet auch Assimilation statt, selbst in Blättern, welche nur noch grüne Inseln in der sonst schon verfärbten Spreite aufweisen. Hört aber endlich die Assimilation auf, so muss die normale Wanderung der Stärke aus dem Blatte in den Zweig bald zur Entleerung des ersteren führen. Nur den Schliesszellen der Spaltöffnungen bleibt die Stärke regelmässig erhalten, und hierin zeigt sich wieder, dass diese Gebilde eine vom übrigen Blatte ziemlich unabhängige Wirtschaft führen. Bis vor kurzem war die herrschende Meinung, dass vor dem Abfall der Blätter ausser der Stärke auch andere Stoffe aus ihnen entleert würden, um das einmal Erworbene dem Baume zu erhalten. Namentlich nahm man an, dass auch Proteinsubstanzen, Kalisalze und der grössere Teil der im Blatte enthaltenen Phosphorsäure den Zweigen wieder zugeführt würden. Schon Liebig fiel es aber auf, dass bei dem geringen Gehalte der abgeworfenen Blätter an Kali und Phosphorsäure die erwiesene Schädlichkeit des Waldstreurechens unerklärlich bleibe. Wehmer[1]) hat denn auch an verschiedenen Beispielen gezeigt, dass die Annahme einer Auswanderung jener Stoffe auf irrtümlicher Interpretation der Aschenanalysen beruht (s. Kap. XII). Richtig verstanden ergeben die von Wehmer citierten Analysen der Buchenblätter, dass der Gehalt derselben an Kali und Phosphorsäure sich vor dem Blattfall jedenfalls nicht bedeutend vermindert. Die Kritik Wehmers leuchtet um so mehr ein, als seine Ansicht oekologisch durchaus verständlich ist. Die mit dem Blattfall auf den Boden gelangenden Kali- und Phosphorsäureverbindungen gehen den Bäumen nicht verloren. Sie treten vom Boden aus wieder in den Kreislauf ein, vielleicht in geeigneterer Form, als sie in den absterbenden Blättern vorhanden waren. Letzteres ist bekannt von dem Calcium, welches mit den Blättern als Oxalat zu Boden fällt und hier wieder in anorganische Salze übergeführt wird. Jedenfalls darf man annehmen, dass die mit den Blättern dem Boden zurückgegebenen Mineralstoffe den Wurzeln leichter zugänglich seien als solche, die in noch unzersetztem Gestein enthalten sind. Danach könnte ein laubwerfender Baum den Boden nicht nur physikalisch, durch den aus der organischen Substanz der Blätter entstehenden Humus, sondern auch chemisch, in Bezug auf seinen Gehalt an leicht zugänglichen Mineralstoffen verbessern. Näheres über Wehmers Mitteilungen wird in Kap. XII, 2 angegeben werden.

Der letzte Akt der herbstlichen Veränderungen der Blätter ist das Abfallen. Sorgfältig durch die Lebensthätigkeit des Baumes vorbereitet erfolgt es schliesslich auf ausserordentlich geringfügige äussere Anstösse hin. Jene Vorbereitungen bestehen in der Lösung des festen Zusammenhangs zwischen Blatt und Zweig, oft auch zwischen Spreite und Stiel, und im Verschluss der durch den Abfall zu erwartenden Unterbrechung

---

[1]) Landwirtschaftliche Jahrbücher. 1892. 3. Heft. 513—570. Kürzer in den Ber. d deutschen botan. Ges. X. 1892. 152.

der schützenden Oberhaut. Die Zellen einer zartwandigen Parenchymschicht an der Blattstielbasis runden sich gegeneinander ab und werden dadurch voneinander getrennt, dass eine chemisch von der Cellulose abweichende mittlere Membranschicht, die sogenannte Mittellamelle, welche wohl nirgends fehlt, wo zwei erwachsene Zellen aneinander grenzen, durch ein Ferment sich auflöst.[1]) Ein gewaltsames Zerreissen der Zellen findet an der Trennungsstelle ebensowenig statt, wie bei der Sonderung der Pollenkörner voneinander oder der Abschülferung der Wurzelhaube. In allen solchen Fällen bleiben die sich voneinander lösenden Zellindividuen selbst ganz unversehrt. Die Gefässbündel, welche aus dem Blattstiele in den Zweig hineintreten, sind an der Trennungsstelle schon von vornherein besonders dünn und arm an derbwandigen Elementen; nach Wiesner sollen sie in manchen Fällen dort sogar nur aus cambialen Zellen bestehen.[2]) Ihre Zerreissung erfordert demnach keinen besonderen Kraftaufwand und thatsächlich können die Blätter schon durch ihr eigenes Gewicht abfallen. Beschleunigt wird die Loslösung natürlich durch Wind und dann durch Eisbildung an der Trennungsstelle. Beobachtet man an einem Oktobermorgen nach einer Frostnacht die Linde, so sieht man in dem Masse, wie das Auftauen unter den Strahlen der Sonne vom Gipfel nach der Basis der Krone fortschreitet, die Blätter fallen, so dass in ganz kurzer Frist der eben noch reichbelaubte Baum seinen bunten Schmuck verloren hat.

Die Bildung der Parenchymschicht, innerhalb deren die Trennung der Zellen vor sich geht, erfolgt nach Mohl [3]) erst wenige Wochen vor dem Blattfall, also etwa anfangs Oktober, meist ohne, dass sie früher schon vorgebildet gewesen wäre. Bei Buchen und Eichen kann sie auch bereits vertrocknenden Blättern noch fehlen und wenn vor ihrer Entstehung Tod der Blätter durch Frost eintritt, so bildet sie sich überhaupt nicht aus und die Blätter bleiben hängen, um am Baum allmählich zu verwesen, soweit sie nicht gewaltsam abgerissen werden.

Der Verschluss der von den abgefallenen Blättern hinterlassenen Narbe geschieht durch eine Korkschicht, welche sich zwischen der eben beschriebenen Trennungsschicht und dem Blattansatz am Zweige bildet. Merkwürdigerweise entsteht diese bei Robinia z. B. monatelang vor dem Eintreten anderer herbstlicher Veränderungen des Blattes, so dass nicht etwa sie es sein kann, welche dessen Absterben verursacht. Stoffwechsel und namentlich Wasserzufuhr gehen unter Benutzung der die Korkschicht durchsetzenden Gefässbündel weiter. In anderen Fällen entsteht die Korkschicht erst nach dem Blattfall, ja erst im nächsten Frühling[4]) oder es bilden sich, wie bei Prunus und Quercus, zwei bis drei die Bündel zerreissende Korkzonen. Die Korkschicht fehlt nach Mohl der Rotbuche, Esche, Syringe u. a. In solchen Fällen wird der Wundverschluss dadurch hergestellt, dass die durch den Blattfall freigelegten Parenchymzellen unter Braunfärbung verschrumpfen, während die Membranen der nächstfolgenden Zellen sich verdicken. Der Verschluss der Gefässe geschieht durch Gummi und Thyllen und die Zerreissung ihrer Membranen ist nicht ein chemischer, sondern ein mechanischer Vorgang.

---

[1]) Molisch, Laubfall. Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Bd. XCIII. 1886 Abth. I. p. 148.

[2]) Sitzungsber. d. Wiener Akademie. Math.-naturw. Klasse. Bd. 64. Abth. I. 1871.

[3]) Ueber die anatomischen Veränderungen des Blattgelenks, welche das Abfallen der Blätter herbeiführen. Botan. Ztg. 1860.

[4]) Staby, Flora 1886.

8. Ursachen des Blattabfalls.[1])

Die letzte Ursache des Blattfalls müssen wir wohl in erblichen, inneren Eigenschaften suchen. Wie die Blüten sind die betreffenden Laubblätter Organe einer bestimmten kurzen Lebensdauer. Ist diese erschöpft, so werden sie abgestossen. Wie aber die Erhaltung von Blütenblättern je nach den äusseren Umständen in weiten Grenzen schwanken kann, so wird auch das Leben des Laubblattes, wie wir schon sahen, durch solche bald verlängert, bald verkürzt. Unter günstigen klimatischen Verhältnissen kann der Laubfall unserer Bäume um mehrere Monate hinausgeschoben werden. So werfen nach Mohl Walnuss, Esche, Linde, Ahorn, Pappel in Neapel das Laub erst Ende November, Apfel, Feige, Ulme, Birke erst Ende Dezember und bei manchen in unserem Klima sommergrünen Pflanzen, wie dem Liguster, dauern im Süden die Blätter sogar mehrere Jahre aus. So sehr aber auch der Zeitpunkt des Blattfalls nach Wetter und Standort wechselt, gelingt es doch meist nicht, sonst laubwerfende Bäume zu immergrünen zu machen. In Madeira, wo Temperaturschwankungen zwischen Sommer und Winter kaum stattfinden, färbt sich nach Nördlinger [2]) das Laub der Stieleiche dennoch Ende Oktober gelb und bleibt allmählich austrocknend bis zum Januar am Baume. Auch die Buche vergilbt dort, aber erst anfangs November. Beide Bäume halten mit Zähigkeit an der gewohnten Periode des Blattlebens fest. Krankhafter Blattfall lässt sich durch sehr verschiedene Einwirkungen hervorrufen. Beim Aufbewahren abgeschnittener Zweige in einer Botanisierbüchse beobachtete Mohl schon im Juni bei *Gymnocladus canadensis* Entwickelung der Trennungsschicht und Blattfall innerhalb achtundvierzig Stunden. Auch längere Verdunkelung von Zweigen am Baume, Schädigungen der Wurzel, stagnierende Bodennässe, Hemmung der Transpiration, andrerseits gesteigerte Transpiration können zu Blattfall führen. Hemmung der Transpiration infolge des herbstlichen Verschlusses der Spaltöffnungen wirkt, nach Stahls Vermutung, vielleicht auch bei dem natürlichen Blattfalle mit.

---

[1]) Mohl, l. c. Bot. Ztg. 1860. Molisch, Sitzungsber. d. Wiener Akademie. T. XCIII. 1886. Abt. I. Wiesner, Sitzungsber. der Wiener Akademie. T. LXIV. 1871. Stahl, Botan. Ztg. 1894. 127.

[2]) Nördlinger, Forstbotanik I.

Kapitel XI.

Die Wurzel und ihre Thätigkeit.

1. Die Tracht des Wurzelsystems.

Im Kapitel I lernten wir die oberirdischen Teile des Baumes als ein Ganzes kennen, welches aus streng gesetzmässig gegliederten Einzelstücken, den Jahrestrieben, sich aufbauend, schliesslich doch unter dem Einfluss der auf den Baum einwirkenden äusseren Kräfte die Schranken jener Gesetzmässigkeit überschreitet und sich zu einem Bau entwickelt, der oft weniger durch den ursprünglichen Plan als durch die Anpassungen an Licht und Schwere sein Gepräge erhält. In noch viel höherem Masse ist ähnliches der Fall bei dem Wurzelsystem. Die praktische Unterscheidung von Pfahlwurzel, Herzwurzel und Flachwurzel gibt so ziemlich die einzigen architektonischen Merkmale an, welche ein Wurzelsystem als spezifische Eigentümlichkeit festhält. In fast allem anderen, in Zahl, Richtung und Grösse der Wurzelzweige kommen in erster Linie Anpassungen an die Umgebung zum Ausdruck. Selbst die mit obigen Worten bezeichneten Eigenschaften werden nicht immer festgehalten. Bei Eiche, Kiefer und Tanne zwar findet man, in jüngeren Jahren wenigstens, stets die tiefgehende Pfahlwurzel, bei der Fichte und Pappel die nur wenige Fuss unter der Bodenoberfläche horizontal hinstreichenden Flachwurzeln entwickelt; die junge Erle aber zeigt manchmal eine senkrecht absteigende Pfahlwurzel gleich der Eiche, dann wieder mehrere ungefähr gleich starke in mehr schiefer Richtung vordringende Wurzeln; ein andermal endlich reisst ein horizontal dicht unter der Bodenoberfläche hinstreichender Seitenast die Nahrung in dem Masse an sich, dass er an Stärke der Hauptwurzel gleichkommt oder gar sie überholt. Auch das Wurzelsystem junger Rotbuchen zeigt einen schwankenden Charakter, besitzt aber doch meist eine ausgesprochene vertikale Hauptwurzel. Die Wurzeln junger Birken zeigen nahe unter der Bodenoberfläche besonders häufig eine auffallende Knickung (s. Fig. 65) Ueberhaupt schreibt Th. Hartig [1]) der Birkenwurzel eine Neigung zu seitlichem Ausbiegen aus der Vertikale zu. Es findet sich nach ihm bei allen minder üppig wachsenden Pflanzen ohne jede äussere Veranlassung. Kräftig gewachsene Pflanzen auf lockerem Boden zeigen nach demselben eine ziemlich gerade hinabsteigende Pfahlwurzel von der Länge des oberirdischen

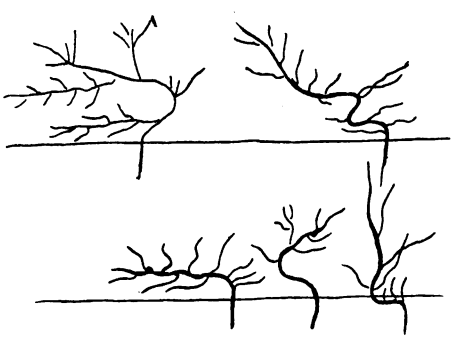


Fig. 65. Wurzelsysteme junger Birken.

[1]) Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen etc. Dort Näheres über die Wurzelsysteme der einzelnen Bäume.

Triebes neben einer reichlichen Entwickelung von Seiten- und Faserwurzeln.

Interessant ist, dass, wie Th. HARTIG (l. c.) angibt, die Legföhre (*Pinus pumilio*) von der gemeinen Kiefer auch im Wurzelsystem in der Art abweicht, dass ihr Wurzelstock sich nicht zu einer einfachen langen Pfahlwurzel verlängert, sondern sich in viele Wurzelstränge verzweigt, die ein flach ausstreichendes Geflecht von Faserwurzeln bilden. Die niederliegenden Baumteile bewurzeln sich als Absenker.

Der Reichtum der Verzweigung und die ganze Entwickelung eines Wurzelsystems richtet sich in auffallender Weise nach dem Charakter des Bodens, welchen die Wurzel durchzieht. In günstigen Schichten breitet es sich aus, während ungünstigere nur spärlich durchwurzelt werden. Bessere Ernährung an einer bestimmten Wurzelstelle übt direkt einen fördernden Einfluss auf die Erzeugung von Nebenwurzeln aus. Nach FRANK SCHWARZ [1]) modifiziert die Bodenbeschaffenheit die Ausbildung des Wurzelsystems auch dadurch, dass in mineralisch sehr armen Böden schon angelegte Seitenwurzeln absterben, die in passenden Bodenschichten erhalten bleiben und sich dort mannigfacher verzweigen würden. Direkte Versuche über den Einfluss der Ernährung der Wurzeln auf ihre Ausbildung liegen z. B. von MÜLLER-THURGAU vor. Dieser Forscher beobachtete, dass von zwei Nebenwurzeln derselben Hauptwurzel eine in stickstoffreiche Nährlösung eintauchende sich besser entwickelte und speziell mehr Nebenwurzeln erzeugte, als die in stickstofffreie Lösung eingesenkte Schwesterwurzel. Aus derselben Beobachtung schliesst er, dass der Stickstoff auch in den Wurzeln selbst verarbeitet werden kann und nicht immer erst die Blätter passieren muss, um Verwendung zum Aufbau organischer Substanz zu finden (vgl. Kapitel XIII).

Auf einige Beziehungen zwischen der Gestalt der Krone einiger Bäume und dem angeborenen Charakter ihres Wurzelsystems wurde schon früher (vergl. Kapitel I) aufmerksam gemacht Andere ergeben sich aus der gegenseitigen Abhängigkeit von Wurzel und Krone bezüglich ihrer Ernährung. Die Nährstofflösung, welche ein Teil des Wurzelsystems liefert, kommt zunächst den Aesten derselben Baumseite zu Gute, so dass zum Beispiel ein Apfelbaum, der zwischen bearbeitetem Gartenland und Rasen steht, seine Aeste auf der dem ersteren zugewendeten Seite stärker entwickelt, als auf der entgegengesetzten. Wenn man, meint VÖCHTING,[2]) einem ebensolchen Baume, der drei Hauptwurzeln und drei ihnen entsprechende Hauptäste besitzt, eine Wurzel amputierte, so würde der zugehörige Ast in der Ausbildung zurückbleiben, ohne indessen zu Grunde zu gehen. Dieselbe Regel, dass der Stoffaustausch zwischen Krone und Wurzel am besten in vertikaler Richtung vor sich geht, lehren ebenfalls von VÖCHTING angeführte Pyramidenpappeln, welche am Rande eines steilen Abhangs wachsend auf der dem Abhang abgewendeten Seite, die naturgemäss den Wurzeln am meisten Gelegenheit zur Entwickelung und Thätigkeit bot, stärkere Zweige bildeten als auf der anderen, obwohl diese letztere die besser beleuchtete war. Besonders interessant sind Angaben des englischen Züchters RIVERS, welche ich gleichfalls VÖCHTINGS Buch entnehme. Durch Abstechen des Wurzelsystems rings um einen Obstbaum in einer Entfernung von mehreren Zollen vom Stamm (im ersten Jahre 10, im zweiten 14, im dritten 18 Zoll) unter gleichzeitiger Beseitigung der Hauptwurzel gelang es

[1]) Forstliche Botanik p. 109.
[2]) VÖCHTING, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. II. 1884.

ihm, die Bildung von Langtrieben hintanzuhalten zu Gunsten der Erzeugung von Kurztrieben, den Trägern der Blüten und Früchte.

Auch in Wurzelsystemen lassen sich Lang- und Kurztriebe unterscheiden. Die ersteren sind die sogenannten Triebwurzeln, welche, mit starkem lange andauerndem Längenwachstum begabt, die Ausbreitung des Wurzelsystems bewirken. Sie erzeugen in wechselnden Entfernungen von wenigen Millimetern bis zu mehreren Centimetern von ihrer Spitze Nebenwurzeln, die sämtlich wieder zu Langtrieben werden, aber auch kurz bleiben und dann später verloren gehen können. Nur Langtriebe oder wenigstens keine scharf charakterisierten Kurztriebe finden sich z. B. bei Johannisbeeren, deutschem Flieder (*Sambucus*) und Eschen. Kurztriebe, die, ähnlich den Kurztrieben in der Krone der Birken, bald absterben, besitzen Buchen und Birken. Sie führen den Namen Saugwürzelchen und vermitteln die allseitige Ausnützung des von den Triebwurzeln durchzogenen Gebietes.

In der Anordnung der Nebenwurzeln ist bei oberflächlicher Betrachtung keine Regel zu finden. Nur wenn man sie an den jüngsten Wurzelspitzen aufsucht, erkennt man, dass sie bei der Eiche in vier, bei der Rotbuche und Fichte in zwei, bei anderen Bäumen in drei etc. Längsreihen aus der Mutterwurzel hervortreten. Es hängt dies mit der Lage der ersten Gefässgruppen im Inneren der Mutterwurzel zusammen, da die Nebenwurzeln in deren Nähe sich bilden (s. Fig. 66, Wurzelsystem der Linde, zweizeilig verzweigt). Später, nachdem der Cambiumring sich entwickelt hat, richtet sich das Auftreten neuer Seitenwurzeln nach äusseren Umständen und der Lage der Wurzel-Markstrahlen.



Fig. 66. Lindenwurzeln mit zweizeiliger Verzweigung.

Ihr Austrittswinkel kommt gewöhnlich einem rechten nahe. Im übrigen übt auf die Richtung der Wurzeln zunächst die Schwerkraft eine Einwirkung aus. Ganz wie in dem Sprosssystem ist sie es, welche die Hauptwurzel veranlasst, vertikal abwärts zu wachsen und deren Nebenwurzeln in horizontaler Richtung erhält. Bei den weiteren Wurzelgenerationen, den Nebenwurzeln zweiter, dritter etc. Ordnung, nimmt ihr Einfluss ab, so dass diese ungehemmt anderen richtenden Wirkungen folgen können. Unter solchen ist vor allem einseitig an die Wurzeln herantretende Feuchtigkeit zu nennen. Sie bewirkt eine Krümmung derselben nach der Feuchtigkeitsquelle hin, der sich selbst die gegen die Schwerkraft stark empfindlichen Hauptwurzeln nicht entziehen können. Lässt man Samen auf der Unterseite einer feuchten Thonplatte oder in einem nassen Waschschwamme keimen, so legen sich ihre sämtlichen Würzelchen diesen feuchten Körpern an, statt vertikal abwärts zu wachsen. Vom Lichte wendet sich die wachsende Wurzel in der Regel ab, Nährstoffquellen vermag sie sich zuzuwenden, Wärmequellen locken sie an, solange ihre Temperatur nicht zu hoch ist und stossen sie bei höheren Graden ab, strömendes Wasser endlich veranlasst wachsende Wurzelspitzen zu Krümmungen, welche der Strom-

richtung ihre konkave Seite zuwenden. Alle diese Krümmungsbewegungen gehören zu den in Kapitel II näher erläuterten Reizerscheinungen. Bei den meisten derselben springt in die Augen, dass sie in zweckmässigster Weise dazu beitragen, die Wurzeln in die günstigsten Existenzbedingungen zu bringen, und man versteht es gut, wie DARWIN dazu kommen konnte, die in jenen Bewegungen sich aussprechende vielseitige Empfindlichkeit wachsender Wurzelteile mit der Gehirnfunktion zu vergleichen.

Von äusseren Einwirkungen nicht hervorgerufen ist vielleicht das von NOLL [1]) konstatierte Bestreben der Seitenwurzeln, die Richtung der Radien ihres Mutterorgans inne zu halten, also in derselben Horizontalebene seitlich immer möglichst weit voneinander entfernt zu bleiben. Abgelenkt kehrt ihre wachsende Spitze nach NOLL immer wieder in die entsprechende Richtung zurück, namentlich bei Nebenwurzeln höherer Ordnung, wo die richtende Wirkung der Schwerkraft nicht mehr störend eintritt. Demselben Bedürfnis nach Entfernung der einzelnen Wurzeln voneinander entspricht die ebenfalls von NOLL hervorgehobene Erscheinung, dass an spiralig oder in einer Ebene gekrümmten Wurzeln Nebenwurzeln hauptsächlich auf der konvexen Aussenseite der Krümmungen hervortreten. Wenn, wie NOLL angibt, im ersten Falle nach der Innenseite der Spirale hervorgetretene Würzelchen sich in scharfer Biegung nach aussen wenden, müsste man hier nach einer äusseren Ursache dieser Wachstumsbewegung suchen.

2. Die Aufnahme des Wassers und der mineralischen Nährstoffe durch die Wurzelspitzen.

Von den beiden Leistungen für das Baumleben, welche der Wurzel zukommen, übt sie die erste, die feste Verankerung des Baumes im Boden, mit ihrem ganzen Körper aus. Ihre zweite, hier allein zu besprechende Funktion, die Aufnahme des Wassers und der mineralischen Nährstoffe, ist ausschliesslich den Wurzelspitzen zugewiesen, welche dafür mit einem ausserordentlich interessanten osmotischen Apparate versehen sind.

Die geringen Wassermengen, welche der Baum durch die Blätter und durch die winterlich kahlen Zweige und Knospen aufnimmt, können zwar zu Zeiten bedeutungsvoll sein, treten im allgemeinen aber doch zurück gegenüber dem, was durch die Wurzeln beschafft werden muss. Die wesentlichste Wasserquelle für den Baum ist also die Feuchtigkeit, welche zwischen den festen Bodenpartikelchen sich findet. Dieselbe setzt sich aus leichter und schwerer beweglichen Wasserteilchen zusammen. Zu den ersteren gehört das Wasser, welches aus einer Bodenprobe beim Zusammenpressen abtropft, die letzteren sind die von dem Boden infolge der Oberflächenwirkung seiner Elemente oder in lockerer chemischer Bindung festgehaltenen Wassermengen, die auch in einem anscheinend trockenen Boden noch vorhanden sein können. Einen Teil dieses für uns oft kaum mehr wahrnehmbaren Wassers vermag die Pflanze noch dem Boden zu entziehen; ein letzter Rest, der nach SACHS' Versuchen 1,5, 8 und selbst 12,3 Prozente betragen kann, ist auch für sie nicht mehr zugänglich. Der Mineralstoffgehalt des Bodenwassers beträgt selten mehr als ein Tausendstel, aber die Wurzeln haben die Fähigkeit, die in einer sehr grossen Wassermasse verteilten Substanzmengen zu sich heran zu ziehen und selbst aus den festen Bodenbestand-

[1]) Eine neue Eigenschaft des Wurzelsystems (Exotropie) (Sitz.ber. d. niederrheinischen Ges. für Natur- und Heilkunde), Botan. Centralblatt Bd. LX. Jahrgang XV.

teilen Nährstoffe zu entnehmen. Das letztere geschieht mit Hilfe saurer Ausscheidungen, welche die Boden bildenden Mineralien zersetzen. Es sind dies, nach CZAPEK,[1]) namentlich primäres phosphorsaures, seltener oxalsaures Kalium, auch ameisensaures Kalium und ferner Kohlensäure. Ihre Wirkung tritt nur ein, wo die ausscheidenden Organe der Wurzelspitzen mit den Bodenteilen in direkte Berührung gelangen.

Die Leistungsfähigkeit eines Wurzelsystems steigt nach dem obigen mit der Anzahl seiner thätigen Spitzen. Je mehr solcher Spitzen ein Baum besitzt, desto besser wird er den Boden auszunützen vermögen. So schreibt NOBBE [2]) die sogenannte Genügsamkeit der Kiefer gegenüber der Tanne und Fichte dem Vorteil zu, welchen sie durch ihr besser ausgebildetes Wurzelsystem geniesst. In der Jugend besitzt der erstgenannte Baum eine 24 mal grössere Anzahl von Wurzelfasern und eine 8 mal grössere aufnehmende Wurzelfläche als die Tanne. Die Fichte übertrifft er in denselben Eigenschaften um das 12- bezüglich 5 fache. Die Kiefer gedeiht daher, nach NOBBE, noch an Orten wo Tanne und Fichte einfach verhungern deshalb, weil sie einen grossen Erdkörper auf seine spärlich verteilten Nährstoffe und sein Wasser besser auszunützen vermag. Interessant ist, dass an NOBBES

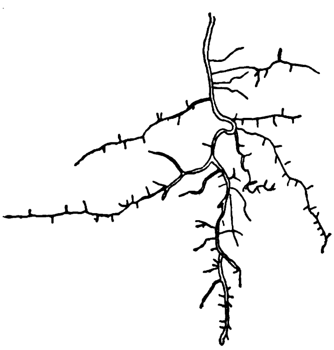


Fig. 67. Wurzelsystem der Rotbuche.

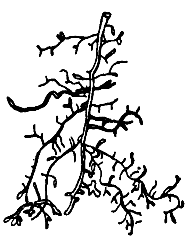


Fig. 68. Wurzelsystem der Rotbuche mit deutlichen Mykorhizen.



Fig. 69. Wurzelsystem des Spitzahorn.

einjährigen Versuchspflanzen die Fläche der unterirdischen Organe die der oberirdischen bei der Kiefer ungefähr um das Fünffache, bei der Fichte um das Dreifache und bei der Tanne nur um das Zweifache übertraf, während bei allen drei Gattungen die Wurzelmasse nur ungefähr die Hälfte der gesamten Stoffproduktion bildete. Die Längensumme aller Wurzelfasern betrug bei der Tanne 1 m, bei der Fichte 2 und bei der Kiefer 12 m. Ich fand bei einer einjährigen Buche an einem nicht ganz 3 cm langen Wurzelstücke 136 Spitzen (s. Figg. 67 u. 68); bei Spitzahorn und Linde an 6 cm langen Wurzelzweigen ihrer etliche 60 resp. 46 (s. Figg. 69 u. 66).

Die osmotischen Apparate der Wurzelspitzen sind kenntlich an dem Wald von Wurzelhaaren, welcher ihre Oberfläche bedeckt, bald dicht

[1]) Berichte der deutschen botan. Ges. Bd. XIV. 1896. 29.

[2]) Beobachtungen und Versuche über die Wurzelbildung der Nadelhölzer. Landwirtschaftl. Versuchsstationen. XVIII. 1875. 279.

hinter dem Wurzelende, bald weiter rückwärts beginnend. Diese Haare bedecken oft nur eine kurze Strecke der Wurzel, oft aber auch ganze Verzweigungssysteme auf eine Strecke von einigen Centimetern, wie bei der in Fig. 69 abgebildeten Ahornwurzel. Sie sind Schläuche von einigen hundertstel Millimetern Weite und wechselnder, bis zu mehreren Millimetern ansteigender Länge, Ausstülpungen der Zellen der Wurzelepidermis oder einer sie vertretenden Schicht der Wurzelrinde. An Pflanzen trockner Standorte sind sie stärker entwickelt als an feuchten oder nassen, wo sie selbst ganz fehlen können. Ihre Aufgabe besteht darin, die Oberfläche der Wurzelspitzen zu vergrössern und, zwischen die Bodenteilchen sich hineindrängend, deren Berührung mit den letzteren ins Unendliche zu vervielfachen. Durch eine gallertige Substanz, welche die Aussenseite der Wurzelhaare überzieht, wird diese Berührung zu einer so innigen, dass selbst ein kräftiger Wasserstrahl die mit jenen verklebten Bodenpartikel nicht von ihnen abzuwaschen vermag. Ausserdem beeinflusst ein von den Bodenteilchen ausgehender Berührungs- und Ernährungsreiz das Wachstum der Haare in besonderer Weise, sodass ihre Enden sich unter Bildung von Erweiterungen und krallenartigen Krümmungen fast wie Wachs ihnen anpressen (s. Fig. 70). Die Zellmembran der Haare hat Eigenschaften, die von denen gewöhnlicher Cellulosewände abweichen. [1]) Sie gibt nicht die Cellulosereaktion mit Jod und Schwefelsäure, ist aber für Wasser und wässerige Lösungen leicht passierbar. Der Zellinhalt der Wurzelhaare besteht aus einem die Innenseite der festen Membran als dünne Schicht überziehenden Protoplasmakörper und einem von diesem umschlossenen grossen Saftraume.



Fig. 70. Die Spitze eines Wurzelhaares mit Bodenteilchen verwachsen. Nach NOLL.

In diesem Zellinhalt ist der Sitz der Kräfte zu suchen, welche sowohl den Austritt der oben erwähnten, die Bodenbestandteile aufschliessenden sauren Substanzen aus den Haaren als die Aufsaugung der Bodenflüssigkeit in dieselben hinein bewirken. Sie sind gegeben in den osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas und der im Zellsaft aufgelösten Stoffe.

Unter Osmose verstehen wir den Austausch zweier verschieden zusammengesetzter wässeriger Lösungen durch eine sie trennende, für Wasser durchlässige Membran hindurch, ein Vorgang, der mit Ausnahme des Sexualaktes, fast überall den stofflichen Austausch der Pflanzenzellen gegeneinander und gegen die Umgebung regelt. Legt man eine mit 6 prozentiger Salpeterlösung nicht völlig gefüllte Blase von Pergamentpapier in reines Wasser, so zieht — wenn der anschauliche Ausdruck erlaubt ist — das eingeschlossene Salz Wasser zu sich in die Blase hinein, so dass diese bald völlig von Flüssigkeit erfüllt ist, deren Druck ihre Wände straff und gespannt macht. Dieser Druck wirkt der von der eingeschlossenen Lösung ausgehenden Saugung entgegen und presst, wenn er eine gewisse Höhe erreicht hat, ebensoviel Flüssigkeit aus der Blase heraus, wie von aussen einzutreten strebt. Unter den angegebenen Verhältnissen ist dieser Moment erreicht, wenn der Druck im Inneren der Blase dem einer Quecksilbersäule von 20 cm Höhe gleichkommt. In anderen Fällen aber kann der Druck sehr viel höhere Werte erreichen. So kann die osmotische Saugwirkung einer 1 prozentigen Zuckerlösung (Glykose) einen Druck von 1,3 Atmo-

[1]) FRANK, Lehrbuch d. Botanik. 1892. I. 310.

sphären, eine ebensolche Lösung von Kalisalpeter einen Druck von 3,4 Atmosphären erzeugen. Bei einer 10 prozentigen Zuckerlösung steigt derselbe sogar auf 13 Atmosphären.[1])

Wollen wir das Gesagte auf die Thätigkeit der Pflanzenwurzel anwenden, so haben wir die für Wasser durchlässige Blase in dem Protoplasmakörper der Wurzelzellen zu erklicken. Der von ihm umschlossene Saftraum enthält ein Gemenge verschiedener und wechselnder osmotisch wirksamer Substanzen. Die Haut der Blase, d. h. der Protoplasmakörper, ist, solange die Zelle lebt, für viele dieser Substanzen undurchlässig, für Wasser aber passierbar, so dass ein osmotischer Einstrom des Bodenwassers stattfindet, welcher die Flüssigkeitsmenge des Saftraumes vermehrt und dadurch die Protoplasmahaut, ihrer Elastizität entsprechend, dehnt. Dafür, dass diese Dehnung in gewissen Grenzen bleibt und die Blase nicht gesprengt wird, sorgt unter anderem die feste Zellwand der Wurzelhaare, indem sie dem Protoplasma ein nicht allzu nachgiebiges Widerlager gewährt. Für die osmotischen Vorgänge selbst ist diese feste Wand anscheinend bedeutungslos, da sie die verschiedensten Lösungen nach beiden Seiten ohne besondere Schwierigkeit passieren lässt. Zu den osmotisch wirksamen Substanzen der Zellsäfte gehören die sehr verbreiteten organischen Säuren, welche ein grosses osmotisches Vermögen besitzen, ferner Glykosen, Rohrzucker, Asparagin, anorganische Salze, lösliche Eiweissstoffe und anderes. Die Konzentration dieser Stoffe braucht nicht gross zu sein, da sie, von Membranen umschlossen, durch welche wohl Wasser aber nicht sie selbst hindurchwandern, auch in verdünnten Lösungen grossen Druck erzeugen können.

Bisher nahmen wir der Einfachheit halber an, dass es sich bei der Thätigkeit des osmotischen Apparates der Wurzel nur um Wasser handle. Suchen wir uns jetzt klar zu machen, auf welche Weise mit denselben Hilfsmitteln die mineralischen Nährstoffe in die Pflanze hineingeschafft werden. Wenn man eine gesunde Pflanze, etwa einen Buchenkeimling, mit ihren Wurzeln in mehrere Liter einer sehr schwachen Methylenblaulösung einsetzt, die kaum noch eine Blaufärbung erkennen lässt — eine solche Lösung enthält nur kleine Bruchteile eines Tausendstels an Farbstoff — so färben sich dennoch jene Wurzeln alsbald tief blau, während die Flüssigkeit den letzten Schimmer von Farbe verliert. Sie speichern den ganzen in der grossen Flüssigkeitsmasse verteilten Farbstoff in dem kleinen Raume ihrer Zellen auf. Von Natur in den Zellen fehlend, wandert das Methylenblau durch Osmose mit dem Wasser in dieselben ein. Bliebe der Farbstoff im Safte der aufnehmenden Zelle gelöst, so würde er dort bald in der gleichen Konzentration vorhanden sein wie ausserhalb und ein weiteres Zuströmen desselben nicht mehr stattfinden. In Wirklichkeit aber wird jede in den Zellsaft hinein gelangende Spur von Methylenblau dort sofort in einen festen Körper verwandelt, der keinerlei osmotische Wirksamkeit mehr besitzt. Es können daher immer neue Mengen des Stoffes in die Wurzelhaare eintreten, die schliesslich dicke blaue Flocken enthalten.

Ganz in derselben Weise geschieht die Speicherung der in der Bodenflüssigkeit gelösten Nährsubstanzen in den Pflanzenzellen. Auch sie werden in dem Masse wie sie in die Zellen eindringen, osmotisch unwirksam gemacht, freilich meist nicht durch Ausscheidung in fester Form, sondern

---

[1]) Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Abh. der mathem.-phys. Klasse d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften. Bd. XVIII Nr. III. 1892. Für das Verständnis osmotischer Vorgänge und darauf beruhender Leistungen der Pflanze ausserdem Abhandlungen desselben ib. Bd. XVI. Nr. II. 1890 und Bd. XX. Nr. III. 1893.

durch chemische Zersetzung. Findet die Wurzel in der Bodenlösung z. B. salpetersaures Calcium, so kann sie immer neue Mengen dieses Salzes aufnehmen, wenn seine Salpetersäure behufs Verwendung ihres Stickstoffs zum Aufbau von Proteinstoffen zersetzt, das Calcium aber an irgend eine organische Säure gebunden und schliesslich vielleicht als Oxalat abgeschieden wird. Ob die Zersetzung des Calciumnitrats in der Wurzel selbst vor sich geht oder an einer beliebigen anderen Stelle des Pflanzenkörpers ist dabei gleichgültig. Stehen doch wie das Wurzelhaar mit dem Boden, so die Pflanzenzellen untereinander in osmotischem Verkehr. In jedem Falle wird schliesslich die Pflanze mehr Calcium und mehr Stickstoff enthalten als ein ihr gleiches Volumen der Bodenflüssigkeit.

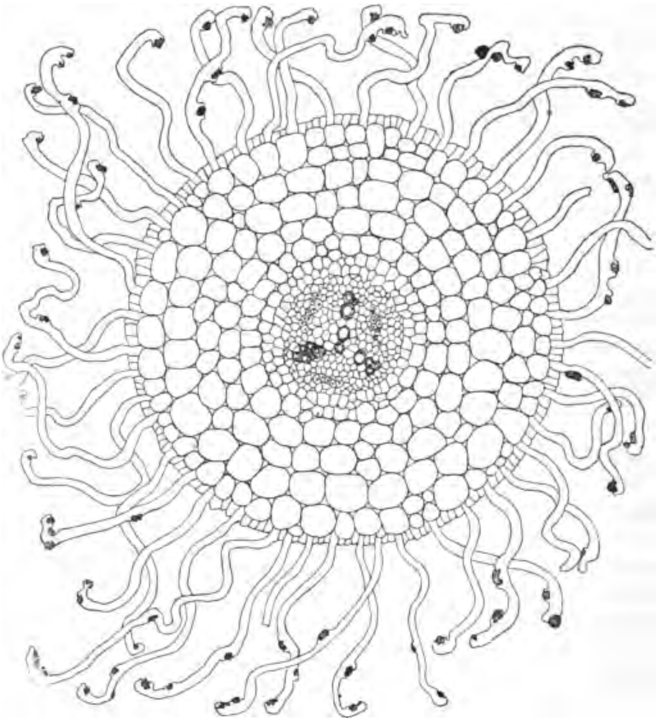


Fig. 71. Querschnitt einer jungen Wurzel von *Robinia pseudacacia.*

Die merkwürdigste Erscheinung bei der osmotischen Thätigkeit der Wurzeln ist deren Fähigkeit innerhalb gewisser Grenzen die Nährstoffzufuhr nach ihrem Bedürfnis zu regulieren und unter verschiedenen Substanzen eine Auswahl zu treffen. Das erste versteht sich ohne weiteres aus dem bisher Gesagten. Wenn der Verbrauch, d. h. die Zersetzung des salpetersauren Calciums in der Pflanze, aufhört, so endet auch der osmotische Einstrom dieses Salzes, weil osmotisches Gleichgewicht zwischen Bodenflüssigkeit und Zellsaft in Bezug auf das genannte Salz eintritt. In gleicher Weise erklärt sich zum Teil wenigstens das Wahlvermögen der Wurzel. Stoffe, welche die Pflanze nicht verbraucht oder zersetzt, vermag sie nicht zu

speichern. Aus diesem Grunde vielleicht nehmen manche Pflanzen aus einer Lösung von gleichen Teilen Kalisalpeter und Chlornatrium mehr von ersterem, andere mehr von dem letzteren Salze auf.[1])

3. Bau und Funktion der inneren Teile der Wurzelspitzen.

Der die Wurzelhaare tragenden Oberflächenschicht der Wurzelspitze schliesst sich nach innen ein mehrschichtiger Mantel von grossen rundlichen Zellen an (s. Fig. 71), die dem osmotischen Apparate noch zugerechnet werden müssen. Sie besitzen wie die Wurzelhaare einen nur dünnen protoplasmatischen Wandbeleg und einen grossen, von wasserklarer Flüssigkeit erfüllten Saftraum. Die äussersten und innersten jener Zellen schliessen lückenlos aneinander, während die mittleren Schichten in der Längsrichtung der Wurzeln von engen Luftgängen durchzogen sind, die den mit der Atmung zusammenhängenden Gaswechsel vermitteln. Der ganze Zellmantel führt den Namen primäre Wurzelrinde und hat die Bestimmung, als nächste Aufnahmestätte der von den Wurzelhaaren aufgesaugten Flüssigkeit zu dienen. Vermöge seiner eigenen osmotischen Eigenschaften entzieht er den Haaren einen Teil ihrer Inhaltsstoffe und macht sie somit zur Aufsaugung neuer Mengen aus dem Boden fähig. Wiederum spielen die Zellwände bei diesem Prozesse keine Rolle. Von Wasser völlig durchtränkt beeinflussen sie dessen Uebergang von Zelle zu Zelle nicht in bemerkbarer Weise. Nur wo sie an die eben erwähnten Luftgänge grenzen, überzieht sie, wie im gleichen Falle auch anderwärts im Pflanzenkörper, eine für Wasser nicht durchlässige Masse, damit solches nicht in die Gänge hineingepresst wird. Die Wurzelrinde stellt hiernach ein lebendiges Reservoir für die von den Wurzelhaaren aufzunehmende Flüssigkeit dar, in welchem grössere Mengen Platz finden, als in dem engen Raume einer Epidermiszelle. Die nach oben führenden Wasserbahnen, welche aus dem Reservoir schöpfen, werden dadurch bis zu einem gewissen Grade unabhängig von den Wechselfällen, welchen die Thätigkeit der Haare ausgesetzt ist.

Die innerste Schicht der Wurzelrinde (Endodermis oder Schutzscheide) hat einen besonderen Charakter. Sie besteht aus parallelepipedischen, in der Längsrichtung der Wurzel etwas gestreckten, oft partiell dickwandigen Zellen, die seitlich unter teilweiser chemischer Veränderung (Verkorkung) der betreffenden Membranen so fest miteinander verbunden sind, dass niemals Luftgänge zwischen ihnen auftreten können. Dadurch wird verhindert, dass aus den Intercellularräumen der Wurzelrinde Gase in den centralen Wurzelteil gelangen.[2]) Es ist anzunehmen, dass die in Rede stehende Schicht für die Funktion des osmotischen Apparates eine Bedeutung hat, vielleicht auch den innersten Teil der Wurzel gegen mechanische oder tierische Schädigungen schützen kann, indessen sind wir, trotz einer Menge darauf gerichteter Untersuchungen, noch nicht völlig über die ihr im Haushalt der Pflanze zufallende Rolle orientiert.

Der von der Endodermis umschlossene innerste Teil der jungen Wurzel heisst ihr Centralcylinder. Seine Hauptmasse besteht aus zartwandigen Parenchymzellen, zwischen denen in mikroskopischen Präparaten die Siebröhren, namentlich aber die ersten Gefässe auffallen, welche schon sehr

[1]) Frank, Lehrbuch. Nach Trinchinetti. Bot. Ztg. 1845.
[2]) Strasburger, Leitungsbahnen. 407.

früh die jungen Würzelchen der Länge nach durchziehen. Sie sind zu bandförmigen Gruppen angeordnet, deren schmale Seiten nach dem Wurzelcentrum und der Rinde hinweisen. Der auffallendste Unterschied im Bau des Centralcylinders gegenüber dem eines jungen Sprosses ist der, dass in jenem die Siebröhren nebst ihren Geleitzellen nicht vor den Gefässen nach der Epidermis hin gelegen sind, sondern zwischen je zwei benachbarten Gefässbändern. Die letzteren reichen bis nahe an die Endodermis heran, von dieser oft nur durch eine einzige Zellschicht getrennt bleibend. Die abweichende Anordnung der Siebteile und Gefässe gewährt somit den letzteren den Vorteil einer näheren Berührung mit der Wurzelrinde, von der ihnen die Flüssigkeit zufliesst, welche sie nach oben zu leiten haben. Die Zahl der Gefässbänder wechselt nach Pflanzenarten und auch nach der Stärke der Wurzeln. So findet man bei Lindenwurzeln, deren vier bis fünf, bei Wurzeln des Spitzahorns und der Fichte zwei, des Zwetschenbaumes vier, der Robinie drei, der Rotbuche fünf oder weniger, der Birke drei, des deutschen Flieders (*Sambucus nigra*) fünf u. s. f. Bei der Robinie reichen die Gefässbänder bis ins Centrum der Wurzel, hier mit einem besonders grossen Gefässe abschliessend (s. Fig. 71).

Die Flüssigkeitsausscheidung aus den Parenchymzellen des Centralcylinders in die Gefässe hinein bewirkt in Zeiten geringen Wasserverbrauchs, dass diese sich mit wässerigen Lösungen anfüllen. Dies geschieht namentlich im Frühjahr, wenn die Wurzeln bereits ihre Arbeit begonnen haben, die Wasserverdunstung durch die Blätter aber noch keinen hohen Grad erreicht hat. Werden dann die Gefässe durch Anbohren oder Abschneiden von Aesten oder Stämmen geöffnet, so tritt der Saft aus ihnen hervor, eine Erscheinung, welche unter dem Namen des Blutens allgemein bekannt ist. Aus dem Bohrloch eines Birkenstammes können im Laufe eines Tages mehrere Liter Saft austreten und wenn man dem Baume ein passend gebogenes Glasrohr einsetzt, so lässt sich beobachten, dass die Flüssigkeitsausscheidung auch unter einem gewissen Gegendrucke noch vor sich geht. Der einem Stamme entquellende Saft vermag Quecksilbersäulen von 100, 300, 930 (ältere Birke), ja über 1000 Millimetern Länge zu heben. Der Qualität nach bestehen die Blutungssäfte aus wässerigen Lösungen von Kohlehydraten nebst Eiweissstoffen und anorganischen Salzen. Ihre Zusammensetzung ändert sich während des Blutens und wechselt auch mit der Höhe des Bohrloches am Stamm. Bei der Birke fand Schroeder[1]) beispielsweise den Blutungssaft um so reicher an Zucker, je weiter unten am Stamme das Bohrloch angebracht war, während ein Spitzahorn sich umgekehrt verhielt. Der Saft eines unmittelbar über der Erde angebohrten Birkenstammes ergab 0,69—1,40 % Zucker, der ebenso angebohrte Spitzahorn 1,76—3,06 %, unter anderen Umständen sogar 3,72 %, fast soviel also wie der amerikanische Zuckerahorn, dessen Saft nach Clark 3,57 %, nach einer Angabe in Tschirchs angewandter Pflanzenanatomie[2]) allerdings 8 % Zucker enthält. Der Zucker der Birke erwies sich als Fruchtzucker, der des Ahorn als Rohrzucker. An Eiweiss enthielt 1 Liter Birkensaft 0,0068 bis 0,033, 1 Liter Ahornsaft 0,0079—0,0344 Gramm, hierin also ist ein erheblicher Unterschied nicht vorhanden. Der Aschengehalt eines Liters Saft

---

[1]) Die Frühjahrsperiode der Birke und des Spitzahorns. Landwirtschaftl. Versuchsstationen. XIV. 1871. Ferner: Pfeffer, Handbuch der Physiologie. I. 1881. Wieler, Das Bluten der Pflanzen in Cohns biolog. Beitr. VI. 1—120. Hier und in Strasburger, Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen 1891, näheres über das Bluten.

[2]) 1889. I. 122.)

endlich schwankte bei der Birke zwischen 0,29 und 1,14, bei dem Spitzahorn zwischen 0,93 und 1,32, wobei der erstere reicher an Kalk, der letztere dagegen dreimal so reich an Kali war als der des anderen Baumes. Zum Vergleich seien zwei Analysen der Asche von je einem Liter Saft mitgeteilt.

Ein Liter im April aus einem tiefgelegenen Bohrloch ausgeflossenen Blutungssaftes enthielt nach SCHROEDER:

bei der	Kali	Natron	Magnesia	Kalk	Eisenoxyd	Phosphors.	Schwefels.	Chlor
Birke	0,0848	0,0109	0,0403	0,1527	0.0011	0,0252	0,0104	00062
beim Ahorn	0,2708	0,0096	0,0584	0,2404	0,0050	0,0968	in sehr geringen Mengen oder wegen Mangels an Material nicht bestimmt.	

Endlich ist noch ein Gehalt der beiderlei Säfte an Apfelsäure zu erwähnen, der im Liter Birkensaft 0,2340—0,4493 Gramm betrug.

Bezüglich der Ausnutzung des Zuckerahornsaftes sei beigefügt, dass nach FISCHERS Handbuch der chemischen Technologie (1893) in Delaware und Otsego Zuckergärten mit 2000—5000 Bäumen existieren, aus welchen in günstigen Jahren 25—60 Hektokilogramm Zucker oder die entsprechenden Mengen Syrup gewonnen werden. In manchen älteren Zuckergärten soll es Bäume geben, die durch hundert und mehr Jahre hindurch jährlich angezapft worden sind. Im ganzen werden etwa 25 000 Tonnen Ahornzucker gewonnen.

Den Blutungssaft einjähriger Pflanzen untersuchte ULBRICHT[1]) bei der Sonnenrose (*Helianthus annuus*). Ihr Saft enthielt pro Liter 0,8 Gramm organischer Trockensubstanz und 1,360 Gramm Asche. Die letztere setzte sich zusammen aus:

18,15 %	Kali,	12,50 %	Phosphorsäure,
1,72 %	Natron,	6,99 %	Schwefelsäure,
24,62 %	Kalkerde,	11,58 %	Kieselsäure,
0,20 %	Eisenoxyd,	1,77 %	Chlor.

Ausserdem ergab 1 Liter Saft 48 Milligramm Ammoniumoxyd. ULBRICHT schloss aus seinen Analysen, dass auch bei einjährigen Pflanzen der Blutungssaft nicht die Rohnährstofflösung ist, welche die Wurzeln aus dem Boden aufnehmen, und, dass Boden, Düngung und Entwickelungsstadium der Pflanzen nicht ohne Einfluss auf seine Zusammensetzung bleiben.

Unter den Bäumen bluten besonders stark Birke und Ahorn, dann Weissbuche und Rotbuche. Bei Robinien, Erlen, Weiden, Pappeln, Tannen und Lärchen beobachtete TH. HARTIG wenigstens ein auffallendes Nasswerden der Hiebflächen, während bei der Kiefer, Fichte, Eiche, Esche, Linde, Rosskastanie eine solche Erscheinung nicht festzustellen war.

Die Ursache des Blutens ist die osmotische Thätigkeit der lebenden Wurzelzellen. Der in ihrem Inneren auf die früher beschriebene Weise durch Osmose entstehende Druck presst einen Teil ihres Zellsaftes aus dem Lumen der Zellen hinaus und in die Gefässe hinein, wohl weil hier dem Flüssigkeitsaustritt sich der geringste Widerstand entgegenstellt. Jener Druck reicht indessen wohl aus, das zum Austreiben der Knospen nötige Wasser in deren Nähe zu schaffen, er vermag aber nicht die Gefässe auch dann mit Wasser erfüllt zu halten, wenn der Verbrauch seitens der Blätter

[1]) Landwirtschaftl. Versuchsstation 1865, T. 5 und 1866. T. 7.

einigermassen bedeutend wird. So erklärt sich das Aufhören des Blutens in den Sommermonaten, während welcher selbst ein Einsaugen dargebotenen Wassers in die Gefässe hinein stattfindet. Um die Blätter ausreichend versorgen zu können, bedarf die Druckpumpenarbeit der Wurzelzellen einer Unterstützung, welche, wie wir in Kap. XII sehen werden, in einer von jenen her ausgeübten Saugung gegeben ist.

In dieselbe Klasse von Erscheinungen wie das Bluten der Aeste und Stämme gehört das sogenannte Thränen, eine Flüssigkeitsausscheidung an den Knospen und aus den völlig entfalteten Blättern der Bäume. Die letztere scheint selten zu sein, soll aber an Weiden vorkommen, während das Auftreten von Wassertropfen an den Knospen von der Hainbuche, Schwarzpappel, Eiche, weniger reichlich auch von der Esche, Linde, Haselnuss, Birke und dem Ahorn angegeben wird. Nach Strasburger[1]) kommt das Wasser der Thränen nicht, wie Th. Hartig meinte, zwischen den noch geschlossenen Knospenschuppen hervor, sondern aus der Narbe der Tragblätter, in deren Achsel die betreffenden Knospen standen. Uebrigens findet man auch im Inneren der schwellenden Knospen an den jungen Blättern Wassertropfen, welche aus diesen selbst stammen. Sie treten nach R. Hartig ebenso wie die Tautröpfchen an den Spitzen der Grashalme durch besondere über den Nervenendigungen liegende spaltöffnungsähnliche Ventile aus dem Blattinneren hervor. Alle solche Ausscheidungen sind eine Folge derselben Zellenthätigkeit, welche das Bluten hervorruft, und hören auf, sobald der Wasserverbrauch infolge der steigenden Blattverdunstung ein stärkerer wird. Es ist die Fähigkeit, bei hohem osmotischem Druck Flüssigkeit austreten zu lassen, übrigens kein ausschliessliches Privilegium der Wurzelzellen. Schneidet man Zweige ab, so lange ihr Laub noch jung und leicht benetzbar ist und taucht sie mit dem belaubten Teile in Wasser, so kann man ihre Schnittfläche ebenso bluten sehen, wie wenn sie mit Wurzeln in Verbindung wäre. In diesem Falle pressen die Blattzellen das aufgenommene Wasser in die Gefässe hinein. Auch die Zellen der Markstrahlen und des Holzparenchyms scheinen zu einer derartigen Thätigkeit im stande zu sein.

Die Leistung des osmotischen Apparates erstreckt sich nur auf einen kurzen Zeitraum; schwerlich wird ein Wurzelhaar länger als ein Jahr arbeitsfähig bleiben. Während die Wurzelspitze weiter wächst und neue Haare sich bilden, schrumpfen die älteren ein und gleichzeitig stirbt die ganze Wurzelrinde ab, vertrocknet und geht allmählich verloren. Damit ist der erste Lebensabschnitt der Wurzel abgeschlossen. Nach Verlust des osmotischen Apparates ist sie nun nicht mehr Aufnahmeorgan, sondern sie dient nur noch der Leitung der aufgenommenen Substanzen nach oben, der Befestigung des Baumes im Boden und, genau wie der Stamm des Baumes, als Aufspeicherungsort überschüssig gebildeter Baustoffe für Notfälle und für Samenjahre.

4. Wachstum der Wurzeln.

Da die Unterschiede der Jahreszeiten in der Tiefe des Bodens nur langsam und abgeschwächt sich geltend machen, zeigt das Wachstum der Wurzeln nicht bei allen Arten die strenge Periodicität der oberirdischen Organe. Bei mildem Wetter kann es auch im Winter vor sich gehen. Wo die Wurzeln ruhen, pflegen sie mit einer bräunlichen Zellschicht überzogen zu sein, aus welcher im Frühling die weiterwachsende Spitze weiss hervor-

---

[1]) Leitungsbahnen. 841.

tritt. Bei jungen Buchen fand ich bereits Mitte September die Saugwurzeln bis zur Spitze gebräunt und ihre Wurzelhaare im Schrumpfen begriffen. Auch bei der Eiche hört im September die Wurzelbildung auf, um erst im Juni wieder anzufangen. Im allgemeinen fand WIELER[1]) die Bildung neuer Würzelchen mit der Blattbildung zusammenfallend, entgegen RESA,[2]) nach welchem im Herbst, nach Abschluss des oberirdischen Triebes, ein erneutes Wurzelwachstum eintreten sollte. Die Knospenentfaltung kann nach WIELER gleichzeitig, aber auch etwas früher oder später als das Wurzelwachstum beginnen.

Das Längenwachstum der Wurzeln geschieht wie das der Sprosse durch Zellvermehrung an ihrer äussersten Spitze, dem Vegetationspunkt, und Streckung der neuen Zellen in der unmittelbar hinter diesem gelegenen Region. Wie der Sprossvegetationspunkt durch die über ihn zusammenneigenden jungen Blätter gegen Austrocknung und mechanische Verletzung geschützt ist, so besitzt die Wurzel eine Hülle, welche bewirkt, dass bei dem Vorwärtsgleiten im Boden das zarte Teilungsgewebe ihrer Spitze nicht mit der Umgebung in direkte Berührung kommt. Es ist dies die Wurzelhaube, ein hautartiges Gebilde, welches am äussersten Gipfel der Wurzelspitze von innen her sich fortwährend erneuert und etwas weiter rückwärts gleichzeitig zerfällt, so dass es die Wurzelhaare nicht in ihrer Thätigkeit beeinträchtigt. Als eine weitere Anpassung an die Lebensweise und die Thätigkeit der Wurzel ist es zu betrachten, dass die Nebenwurzeln nicht an ihrer Aussenfläche entspringen, wie die Seitensprosse am Mutterzweig, sondern im Inneren ihres Mutterorganes angelegt werden. Sie entstehen durch lokale Zellvermehrung in der äussersten, der Endodermis direkt angrenzenden Zellschicht des Centralcylinders, die deshalb auch die rhizogene Schicht genannt wird, und brechen dann durch die Wurzelrinde nach aussen durch indem sie deren Zellen verdrängen oder auflösen. Ein Teil des Gewebes der Mutterwurzel nimmt dabei in manchen Fällen an dem Wachstum der jungen Wurzel Teil und umschliesst sie während ihres Durchtritts durch die Rinde als eine Art von Tasche, welche nach VAN TIEGHEM und DOULIOT[3]) bei der Auflösung der Rindenzellen durch Absonderung eines Fermentes

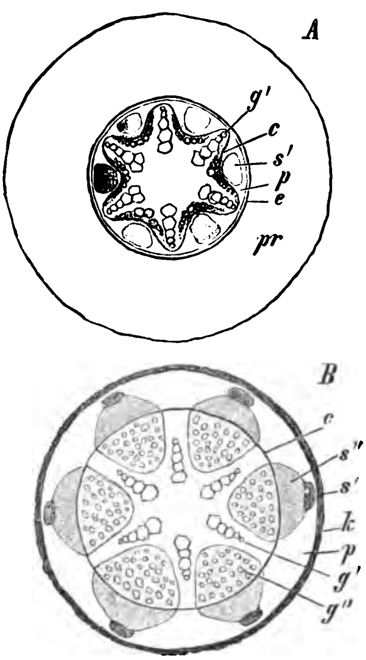


Fig. 72. Schematische Darstellung des Dickenwachstums der Wurzel. Querschnitte. *pr* primäre Rinde. *c* Cambiumring *g'* Die ersten Gefässgruppen. *s'* primäre Siebteile. *p* Die Gewebeschicht, aus welcher die Nebenwurzeln hervorgehen. *g''* sekundäres Holz, *s''* sekundärer Siebteil, e Endodermis. *k* Aussenrinde. *A* Wurzelquerschnitt zur Zeit der Anlage des Cambiums, *B* nachdem dasselbe schon eine Zeitlang thätig gewesen ist. Nach STRASBURGER.

---

[1]) Ueber die Periodicität in der Wurzelbildung der Pflanzen. Forstwissenschaftl. Centralblatt. XVI. Jahrg. 1894. Heft 7.

[2]) Inauguraldissertation. Bonn 1877.

[3]) Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Annales d. sciences nat. VII sér. t. 8. Paris 1888.

mitwirkt. Das Dickenwachstum der Wurzel beginnt ungefähr mit dem Absterben des osmotischen Apparates. Es geht von einem Cambium aus, welches wie im Spross sich auf der Grenze zwischen den primären Holzelementen und dem siebröhrenführenden Gewebe hinzieht, der abweichenden Anordnung dieser Gebilde halber in der Wurzel aber eine andere Gestalt besitzt, als dort. Das Cambium erscheint auf dem Querschnitt anfänglich nicht als runder Ring, sondern zeigt über jedem Gefässbande einen Vorsprung nach der Epidermis hin, unter jeder Siebröhrengruppe eine Einbuchtung (s. Fig. 72). Später gleichen diese Unebenheiten sich aus und dann unterscheidet sich das Dickenwachstum der Wurzel kaum mehr von dem eines Sprosses, zumal auch die abgeworfene Wurzelrinde wie die Epidermis der Sprosse durch Kork oder selbst eine Art von Borke ersetzt wird, deren Bildung von Korkcambien ausgeht. Wenn trotzdem Wurzelholz dem Stammholz gegenüber leicht kenntlich zu sein pflegt, so liegt dies daran, dass bei ersterem das Mark kaum sichtbar ist oder ganz fehlt, dass seine Jahresringe durchschnittlich nur sehr geringe Stärke erreichen und dass die weiten und verhältnismässig dünnwandigen Gefässe und Tracheiden im Wurzelholze überwiegen, dasselbe also besonders porös erscheint.[1])

5. Die Mykorhiza.

Schon vor Jahren war den Trüffelzüchtern bekannt geworden, dass das Gedeihen des wertvollen Pilzes an das Vorhandensein lebender Baumwurzeln geknüpft sei. Im Jahre 1880 unterwarf Rees diesen merkwürdigen Zusammenhang zwischen Baum und Pilz bei der Hirschtrüffel (*Elaphomyces granulatus*) einer näheren Untersuchung und erkannte, dass das Mycelium der letzteren mit den Wurzelspitzen der Kiefer so eng verbunden ist, wie nur immer ein Parasit mit seiner Wirtspflanze in Verbindungtreten kann. Dabei schienen die Kieferwurzeln durchaus nicht durch den Pilz zu leiden. Nur begannen sie, wenn jener sich auf ihnen ansiedelte, sich ungewöhnlich zu verzweigen, so dass die sich entwickelnden rundlichen Fruchtkörper des Gastes schliesslich völlig in Wurzelverästelungen wie in einem Neste eingebettet waren. Durch diese und ähnliche Erfahrungen aufmerksam gemacht, unterwarf Frank [2]) gelegentlich seiner im Interesse der preussischen Trüffelkultur unternommenen Forschungen die schon länger beobachteten Wurzelpilze unserer wichtigsten Waldbäume einer näheren Untersuchung. Er fand, dass die Wurzeln der Buchen, Eichen, Birken und ihrer Verwandten, ausserdem der Koniferen und mancher anderer Holzgewächse an ihren Saugwürzelchen ganz regelmässig Pilzmycelien beherbergen. Die Pilzfäden überziehen dabei die gesamte Oberfläche der Würzelchen mit einer dichten Hülle, sodass sie weder Wurzelhaare erzeugen, noch überhaupt mit dem Boden in direkte Berührung gelangen (s. Fig. 73). Auch hier entwickeln die verpilzten Wurzeln ein eigentümliches, kurzgliederiges, reiches System von Verästelungen, ohne dass anscheinend sie selbst oder die gesamten Bäume beeinträchtigt würden. Der Pilzmantel wächst mit den

[1]) de Bary, Vergl. Anatomie etc. Leipzig 1877. 530, s. auch die verschiedenen Arbeiten über die einzelnen Holzarten in der Forstlich-naturw. Ztschr.

[2]) Ber. d. deutschen botan. Ges. III. 1885. 128. Diese und spätere Arbeiten Franks zusammengefasst in B. Franks Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1892. Die ganze Litteratur über den Gegenstand gibt die ausführliche Arbeit von G. Sarauw: Rodsymbiose og Mykorrhizer soerlig hos Skovtraeerne. Botanisk Tidsskrift Bd. XVIII p. 127. Ref. Botan. Centralblatt 1896. Beihefte p. 24.

Wurzelspitzen weiter und wird später mit der primären Wurzelrinde abgeworfen, wenn er nicht mit den ganzen Saugwürzelchen dem winterlichen Absterben anheimfällt. Aus dem beschriebenen Verhalten, namentlich aber aus der allgemeinen Verbreitung der Pilzüberzüge, die kaum eine Saugwurzel der genannten Bäume vermissen lässt, schloss FRANK, dass nicht nur dem Pilze von seiner Baumwurzel, sondern auch dieser von dem Pilze gewisse Dienste erwiesen werden möchten. Er erblickte in dem Verhältnisse zwischen Gast und Wirt einen Fall von Symbiose, dem Zusammenleben ungleichartiger Organismen zu gegenseitiger Förderung, wie solches auf anderen Gebieten des Pflanzenreichs mehrfach bekannt ist, und gab, um diese Art der Gemeinschaft kurz zu bezeichnen, den verpilzten Würzelchen den etwas absonderlichen Namen Mykorhiza oder Pilzwurzel.

a. b.

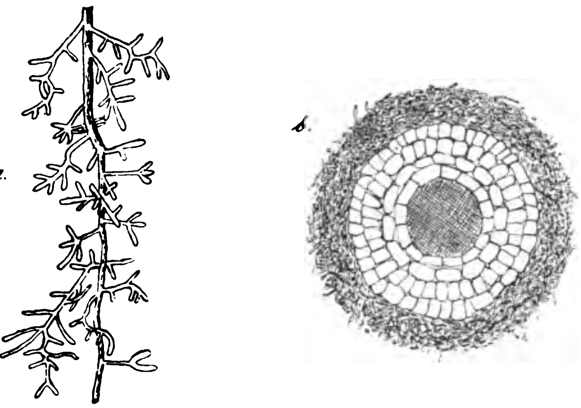


Fig. 73. *a* Verpilzte Wurzel mit charakteristischer Verzweigung. Nach FRANK. *b* Querschnitt einer verpilzten Wurzel. Der Pilzmantel ist fast ebenso dick wie die Wurzelrinde. Centralstrang nur schraffiert.

FRANKS Theorie blieb nicht unwidersprochen. Es fehlte nicht an Stimmen, welche darauf hinwiesen, dass die Mykorhizen nur nesterweise aufträten, dass sie einerseits ganz gesunden Bäumen fehlten, andererseits aber mit der Ausbreitung des Pilzes an den Wurzeln Schwächung der Bäume beobachtet werde.[1]) Unmöglich könne man als erwiesen oder nur als wahrscheinlich annehmen, dass die Pilze den Bäumen einen wesentlichen Vorteil brächten oder gar zu ihrer Ernährung notwendig seien.

Den einzigen Weg, FRANKS Ansicht unwiderleglich zu beweisen bot der Kulturversuch. Es mussten Exemplare der betreffenden Baumarten teils mit, teils ohne Pilze unter sonst gleichen Bedingungen erzogen werden. Gediehen die pilzlosen Pflanzen nicht oder schlechter als die anderen, so behielt FRANK Recht. Solche Kulturversuche sind bisher nur in ziemlich beschränktem Masse angestellt worden. Bereits 1888 [2]) teilte FRANK mit,

[1]) KAMIENSKI, Ueber symbiotische Vereinigung von Pilzmycelien mit den Wurzeln höherer Pflanzen. Ref. über die Arbeit im Bot. Centralblatt 1887. Bd. 302. HENSCHEL, Oesterr. Vierteljahrsschr. f. Forstwesen 1887. BRAUN, Forstl. Bl. 3 F. 13. Jahrg. ib. BORGGREVE. SARAUW l. c. und die dort citierte Arbeit von GIBELLI, Nuovi studi sulla malattia del Castagno etc. 1883.

[2]) Ber. d. deutschen bot. Ges. 1888. 248.

er habe Parallelkulturen mit je 15 Buchenkeimlingen in Blumentöpfen mit humusreichem Kalkboden ausgeführt, von welchen die Hälfte durch Erhitzen auf 100° aller Pilzkeime beraubt worden war.

Die Aussaat der Bucheckern geschah im Herbst 1885. Im Juli 1887 waren die 15 Buchenpflanzen der nicht sterilisierten Töpfe alle in guter kräftiger Entwickelung und an den Wurzeln vollständig typisch verpilzt. Von den 15 Pflanzen der sterilisierten Töpfe dagegen waren 10 während der beiden Versuchsjahre nach und nach ganz eingegangen. In einem zweiten von 1890—1894 ausgeführten Versuche[1]) hatte Frank Kiefernsamen in sterilisierten und nicht sterilisierten echten Kiefernboden ausgesäet. Die Pflanzen der nicht sterilisierten Töpfe blieben von 1891 ab zurück und begannen 1893 abzusterben, nachdem sie durchschnittlich 7 cm hoch geworden waren und 3 cm lange Nadeln gebildet hatten. Die übrigen Pflanzen hatten an dem bezeichneten Termin eine Höhe von durchschnittlich 20 cm bei ca. 8 cm Nadellänge erreicht. Dass das Sterilisieren humushaltigen Bodens diesen nicht etwa ungünstig beeinflusst, sodass hieraus das Eingehen oder die schlechtere Entwickelung der pilzfrei erzogenen Pflanzen erklärt werden könne, hat Frank in besonderen Experimenten darzuthun gesucht,[2]) die dadurch an Gewicht gewinnen, dass die Kiefern zweier der sterilisierten Töpfe bei nachträglicher Pilzinfektion sofort ein besseres Gedeihen erkennen liessen. Indessen bleiben doch weitere Versuche wünschenswert, zumal Sarauw (l. c.) angibt, durch seinerseits ausgeführte im zweiten, noch nicht erschienenen Teile seines Buches mitzuteilende Kulturen zu der Ansicht Gibelli's gelangt zu sein, nach welcher die Pilze eher schädliche als nützliche, zufällige Gäste der Baumwurzeln sein sollen. Auch in Franks Theorie ist die Frage noch offen, welcher Art der Beitrag sei, den die Mykorhizapilze zu der Ernährung der Bäume liefern. Da sie nur in humushaltigem Boden sich entwickeln, vermutet er, dass sie dem Baume die Zufuhr im Humus enthaltener Stickstoff- und Kaliumverbindungen vermitteln, die er ohne Pilze nicht auszunützen vermag. Die Mykorhiza bildenden Pilze sind nach Frank die gewöhnlichen Bewohner des Waldbodens; doch gehört zu ihnen nicht der Hallimasch (*Agaricus melleus*), welcher als echter Parasit an den von ihm bewohnten Wurzeln bekanntlich pathologische Veränderungen hervorruft.

Kapitel XII.

Die Wasserversorgung des Baumes.

1. Wasserverbrauch der Bäume.

Unter den Standortseigenschaften, welche für das Gedeihen der verschiedenen Holzarten von Bedeutung sind, spielt eine der ersten Rollen die Wasserversorgung. Nicht nur die Anzahl pflanzlicher Individuen, welche

[1]) Berichte der deutschen botan. Ges. 1892 und Forstwissenschaftl. Centralblatt. 1894.
[2]) Berichte der deutschen botan. Ges. 1888. p. LXXXVII. Ueber den Einfluss, welchen das Sterilisieren des Erdbodens auf die Pflanzenentwickelung ausübt.

auf einer bestimmten Stelle nebeneinander gedeihen können, hängt in hohem Grade von ihr ab; sie entscheidet auch über die Arten, welche daselbst im Kampfe ums Dasein schliesslich den Sieg davon tragen sollen. Die Erfahrungen der Forstmänner lehren uns, wie verschieden die Ansprüche der Baumarten an die Standortsfeuchtigkeit sind. Die Kiefer, heisst es, ist der Baum sonniger, dürrer Hänge und trockener sandiger Flächen, Tanne und Fichte finden sie am besten gedeihend in feuchten Mulden quellenreicher Gebirge, die Esche sucht gleichfalls diese auf oder weite Flussthäler mit ihren von Wasser durchrieselten Schutt- und Geröllablagerungen, während die Buche an ein geringeres mittleres Mass von Bodenfeuchtigkeit gebunden ist und die Birke sowohl den Standort der Erle wie den der Kiefer zu teilen vermag. Solche Verschiedenheiten hängen eng zusammen mit dem Verdunstungsvermögen der Blattorgane und dieses wiederum ist, wie wir bereits sahen, durch deren anatomischen Bau bedingt. Mit verschliessbaren oder eingesenkten Spalten versehene und spärlich von Luftgängen durchzogene Blätter verdunsten weniger Wasser als andere; mit solchen begabte Bäume können daher an trockneren Standorten aushalten. Freilich erklärt dieser eine Faktor nicht alle Unterschiede im Wasserverbrauch der Bäume. Auch ist die Verdunstungsfähigkeit der Blätter nicht die einzige Ursache dieses Wasserverbrauchs.

Ein Teil des aufgenommenen Wassers wird zersetzt und hilft mit bei dem Aufbau der Cellulose, des Holzes, der Eiweissstoffe und anderer Bestandteile der Pflanzensubstanz. Um 100 g Cellulose zu bilden müssen z. B. mindestens etwa 55 g Wasser zerstört werden, ein Prozentsatz, welcher bei der Erzeugung des gesamten Blattkleides der Laubbäume, der Jahrestriebbildung und dem Dickenwachstum eine recht ansehnliche Gewichtsmenge darstellt. Trotzdem kommt diese während des grössten Teils der Vegetationsperiode neben dem durch die Transpiration geleisteten Wasserverbrauch nicht in Betracht, namentlich kann sie keine weitgehenden Unterschiede im Wasserverbrauch der verschiedenen Laubholzarten bedingen, da eben alle Bäume jene Neubildungen zu bestreiten haben. Wir dürfen also in der That die Gründe für die verschiedenen Ansprüche an Standortsfeuchtigkeit in erster Linie in dem Transpirationsvermögen der Blätter erblicken.

von Höhnel [1]) hat durch mühevolle Versuche, die während dreier Jahre fortgesetzt wurden, den Wasserverbrauch einer Anzahl von Bäumen bestimmt, indem er diese in wasserdicht verschliessbaren Töpfen kultivierte und bei regelmässigem Begiessen ihren täglichen Wasserverlust durch Wägungen feststellte. Von jeder Baumart wurden mindestens zwei Versuchspflanzen verwendet. So erhielt v. Höhnel Durchschnittszahlen für den Wasserverbrauch jedes Baumes während der 3 Vegetationsperioden, die er auf 100 g Blattsubstanz berechnete. Die hier folgende Tabelle gibt in Kilogrammen den Wasserverbrauch von 100 g Blattsubstanz der betreffenden Holzarten in den drei Vegetationsperioden im Durchschnitt an.

Esche	85,614	Stiel- und Steineiche	54,572
Birke	81,433	Spitzahorn	53,063
Rotbuche	74,858	Fichte	13,501
Hainbuche	72,973	Kiefer	9,426
Ulme	66,170	Tanne	7,178
Bergahorn	58,595	Schwarzkiefer	6,734

Die Transpiration der Nadelhölzer verhält sich zu der der Laubhölzer bei spärlicher Wasserversorgung etwa wie 1 : 10; bei reichlicher Wasser-

[1]) Centralblatt für das ges. Forstwesen h. v. Seckendorff. Wien. Bd. X. 1884.

versorgung wie 1 : 6 und 1 : 7,3. Die Lärche schliesst sich den Laubhölzern an. Sie gehört mit den in obiger Tabelle fehlenden Arten Linde, Esche, Erle und Elsbeere zu den am stärksten transpirierenden Waldbäumen, deren definitive Stellung in der Tabelle aber noch zu ermitteln ist. In Bezug auf die oben angegebenen Bäume stimmen die Versuchsresultate der drei Jahre so gut überein, dass v. Höhnel schliesst: Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass Esche und Birke am stärksten transpirieren, dann Haine und Rotbuche, ferner die Ulmen und zuletzt die Ahorne und Eichen. Unter den Koniferen nimmt die Eiche den ersten Rang ein und dann folgen Weissföhre, Tanne und zuletzt die Schwarzföhre.

Die Tabelle entspricht nur ganz im allgemeinen dem, was die Praxis in Bezug auf das Wasserbedürfnis der einzelnen Holzarten lehrt. Die mit der höchsten Zahl in der Tabelle auftretende Esche ist auch die wasserbedürftigste, die Schwarzkiefer mit nur 6,734 k die in dieser Beziehung anspruchloseste der untersuchten Pflanzen. Die Fichte aber müsste ihrem Feuchtigkeitsbedarf nach beispielsweise vor der Eiche rangieren. Diese Differenz erklärt sich daraus, dass die Fichte ihrer flachstreichenden Wurzeln wegen auf Feuchtigkeit der oberen Bodenschichten angewiesen ist, die eben nur an feuchten Standorten sich erhält, während die Pfahlwurzel der Eiche das auch an sonst trockenen Standorten nicht ausgeschlossene Wasser in der Tiefe erschliesst.

Interessant ist, dass der Wasserverbrauch der einzelnen Baumarten nicht nur von den die Verdunstung hemmenden oder begünstigenden Faktoren, wie Temperatur und Luftbewegung abhängt, sondern auch von der Wasserzufuhr. Bei möglichst spärlichem Begiessen verbrauchte die Esche 56,689; bei reichlichem 98,305 und 101,850 Kilogramm Wasser auf 100 g Blattsubstanz; die Kiefer im ersten Falle 5,802, im letzteren 12,105. Diese und entsprechende Zahlen für die übrigen Hölzer illustrieren am besten das früher über die Selbstregulierung der Transpiration mittelst der Spaltöffnungsschliesszellen Gesagte. Derselben Erscheinung, daneben aber auch den Verschiedenheiten des Blattbaues und, wie v. Höhnel annimmt, der Benetzung durch Regen und Tau ist es zuzuschreiben, dass die Unterschiede im Wasserverlust zwischen Laubhölzern oder Nadelhölzern im Schatten im Vergleich zu Laubhölzern oder Nadelhölzern in der Sonne von v. Höhnel nur gering oder sogar im Gegensatz zu der die Transpiration begünstigenden Bestrahlung gefunden wurden.

Transpirationsverlust pro 100 g Blatttrockensubstanz

	im Schatten	in der Sonne
Laubholz	44,472	49,533
Nadelholz	4,778	4,990

Mittlere Transpirationsgrösse pro 100 g Lufttrockengewicht vom 1. April bis 31. Oktober 1879:

	Schattenexemplar	Halbschattenexemplar	Sonnenexemplar
Laubholz	94,350	88,783	62,683

Bezüglich des Transpirationsvermögens des einzelnen Blattes ist ferner die von Sorauer[1]) am Kürbis festgestellte Thatsache von Interesse, dass bei teilweiser Entlaubung die restierende Blattmasse eine erhöhte relative Verdunstungsthätigkeit entwickelt. Es erklärt sich dies vielleicht aus dem weiteren Klaffen der Spaltöffnungen, wie es der durch Beseitigung eines Teiles der konkurrierenden Blätter erhöhte Turgor mit sich bringt.

---

[1]) Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik. IV. 1883. 79.

Um eine Vorstellung von dem Gesamtwasserverbrauch der Bäume zu geben, seien folgende Zahlen angeführt: Eine Birke mit 200000 Blättern verdunstet an einem heissen Sommertage in freiem Stand 60—70 kg Wasser; eine Buche von 50—60 Jahren 10 kg täglich, eine 115jährige Buche 50 kg täglich im Durchschnitt der ganzen Vegetationsperiode. Ein Hektar 115jährigen Buchenhochwaldes verbraucht demnach täglich 25000—30000 kg Wasser, ein 50—60jähriger Bestand 15000—20000 kg und endlich ein 35jähriges Stangengehölz 5000—6000 kg.

Endlich ist noch erwähnenswert, dass keine Versuchspflanze mehr Wasser verdunstete, als den auf sie fallenden Regenmengen des betreffenden Jahres entspricht. Selbst die Esche würde noch nicht den dritten Teil des ihr zukommenden Regens verbraucht haben und selbst in den wärmsten Monaten, Juni, Juli und August, war die Regenmenge stets grösser als der Wasserverlust der Versuchspflanzen.

Neben seiner Bedeutung als Baustoff für die Pflanzensubstanz und als Mittel, die durch die Transpiration gefährdete Straffheit der Zellen zu erhalten, spielt das Wasser die Rolle eines Transportmittels der mineralischen Nährstoffe in den Pflanzenkörper hinein und ermöglicht die Wanderung derselben von Ort zu Ort innerhalb der Flüssigkeitsbahnen des ersteren. Diese Thatsache hat Ebermayer[1]) Anlass gegeben, noch auf andere Weise den Wasserverbrauch der Bäume zu bestimmen. Jeder durch die Wurzeln aufgenommene Wassertropfen enthält mineralische Stoffe, welche mit ihm in die Blätter geführt werden und dort, zum Teil wenigstens, nach Verdunstung des Wassertropfens, der sie mitgenommen, liegen bleiben. Aus dem grösseren Aschengehalt der Blätter, meint daher Ebermayer, kann man auf eine grössere stattgehabte Wasserzufuhr schliessen. Wirklich ergab sich bei Ebermayers Untersuchungen, dass die Blätter der Holzgewächse, welche erfahrungsgemäss am wasserbedürftigsten sind (Eschen, Weiden, Erlen, Ahorne, Ulmen) in ihren Blättern am meisten Reinasche (7—10 %) enthielten, während Buchen-, Hainbuchen-, Eichenblätter nur 4—5 %, Weisstanne, Fichte, Lärche 2,9—3,5 %, die am wenigsten wasserbedürftige Schwarzkiefer sogar nur 2 %, *Pinus silvestris* 1,3—1,8 % Reinasche lieferten.

Ob nun hieraus geschlossen werden darf, dass starke Transpiration für die betreffenden Baumarten deshalb Bedeutung besitzt, weil sie die Zufuhr einer besonders grossen Menge von Mineralstoffen mit sich bringt oder ob die Anhäufung der letzteren eine nicht weiter lebenswichtige Folge der hohen Transpirationsthätigkeit ist, erscheint fraglich; doch dürfen wir wohl vermuten, dass die Verschiedenheiten des Transpirationsvermögens der Bäume nicht zufällige, ausser Zusammenhang mit ihren sonstigen Bedürfnissen stehende Eigenheiten derselben darstellen.

2. Wassergehalt der Bäume.

Wohl zu unterscheiden von dem Wasserverbrauch und dem Wasserbedürfnis eines Baumes ist sein Wassergehalt. Der letztere geht mit den beiden ersteren durchaus nicht parallel. So ist der Wassergehalt des Holzes der so viel Wasser verbrauchenden Esche im ganzen Jahre geringer als der der Ulme und Rotbuche und die genügsamen Kiefern und Schwarzkiefern zeichnen sich durch hohen Wassergehalt im Holze aus.

[1]) cit. nach Nördlinger, Die technischen Eigenschaften der Hölzer. 63.

Zur Bestimmung des Wassergehaltes eines Stammes wird derselbe zuerst in gleich zu wägende Stücke zerlegt, die man dann, lufttrocken oder in einem Wärmekasten absolut trocken gemacht, nochmals wiegt. Die Differenz der beiden Wägungen ergibt den Wassergehalt, der sich am bequemsten in Prozenten des Grüngewichtes ausdrücken lässt. Bei der Untersuchung von 30 verschiedenen Holzarten fand THEODOR HARTIG [1]) ein Schwanken des Wassergehaltes zwischen 30 und 60 % von Art zu Art und etwas geringere Schwankungen bei einer und derselben Art nach den Jahreszeiten. Im Durchschnitt der sämtlichen Holzarten fiel der grösste Feuchtigkeitsgehalt, 50,5 %, in den Anfang des Jahres, während er zur Zeit des Blutens (März und April) im allgemeinen geringer war (47,5 %). Die beste Vorstellung von den Wandlungen des Saftgehaltes im Laufe eines Jahres geben die von R. HARTIG [1]) mitgeteilten Daten über den Wassergehalt der Eiche, Buche, Birke, Fichte und Kiefer.

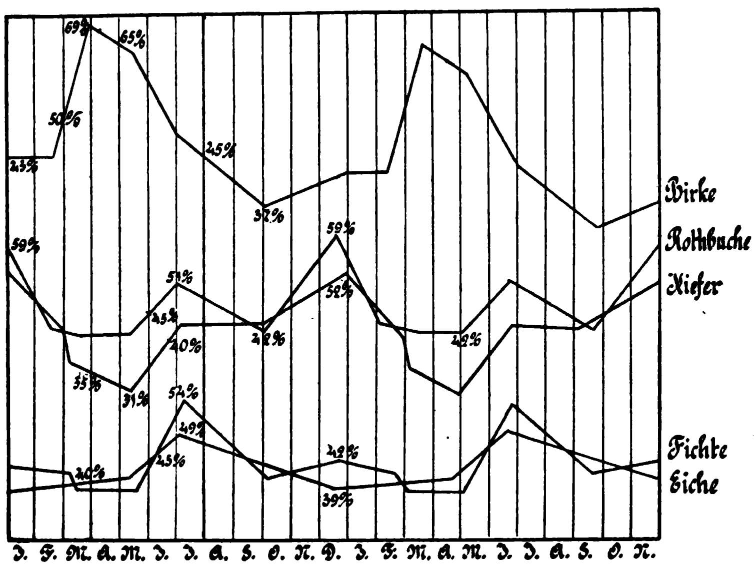


Fig. 74. Schwankungen des Wassergehaltes einiger Holzarten im Laufe des Jahres. Nach R. HARTIG.

Betrachten wir die nebenbei reproduzierten Kurven (s. Fig. 74), in welchen R. HARTIG seine Resultate darstellte, so finden wir eine auffallende Aehnlichkeit zwischen den Linien der Buche und der Kiefer. Beide weisen ein hohes Maximum des Wassergehaltes im Dezember (Buche ca. 60 %, Kiefer ca. 55 %) und ein zweites im Juli auf (Buche 50 %, Kiefer 43 %), welches bei beiden Bäumen hinter dem Dezembermaximum zurückbleibt, bei der Buche aber diesem sich mehr nähert, als bei der Kiefer. Einen wesentlichen Unterschied zeigen die Minima der beiden Kurven. Bei der Buche sinkt der Wassergehalt stark von Juli bis Oktober, während die Kiefernkurve in diesem Zeitraum nur eine unbedeutende Einbuchtung erleidet, was sich aus ihrem geringeren Wasserverbrauch erklärt.

[1]) Untersuchungen a. d. forstbotan. Institut zu München. II.

Das Ansteigen der beiden Kurven von Oktober bis Dezember wird veranlasst durch die noch andauernde Thätigkeit der Wurzeln, während die Verdunstung durch den Blattfall bei der Buche, den herbstlichen Verschluss der Spaltöffnungen bei der Kiefer und durch die Witterung stark herabgesetzt ist. Von Dezember ab bewirkt die zunehmende Abkühlung und das schliessliche Gefrieren des Bodens — vielleicht auch ein periodisches Ruhen der Saugwürzelchen — ein Aufhören der Wasserzufuhr. Da die Transpiration, wenn auch in beschränktem Masse, weiter geht, sinkt der Wassergehalt beider Bäume, bis die steigende Bodenwärme die Wurzeln wieder in Thätigkeit setzt.

Unter den übrigen Kurven zeigen die der Fichte und Eiche Aehnlichkeit. Beide geben einen maximalen Wassergehalt im Juli, einen minimalen im Winter an, der nur bei der Fichte von Oktober bis Dezember eine geringe Hebung erfährt. Die Kurve der Birke unterscheidet sich von den übrigen durch das schon im März auftretende hohe Maximum, dem nach starkem Absturz bis zum Oktober im Dezember ein weit niedrigeres folgt. Das frühe Auftreten des Maximums steht mit dem zeitigen Erwachen der Vegetationsthätigkeit der Birke im Zusammenhang, der rasche Absturz mit dem grossen Wasserverbrauch. Es ist selbstverständlich, dass die obigen Daten nach Klima und Standort sich verschieben werden; so zeigen Zahlen von Tonkel [1]) das Maximum der Birke bereits im Februar, das Vorsommermaximum der Kiefer überhaupt nicht deutlich. Ausser diesen beiden Holzarten hat Tonkel noch die Zitterpappel untersucht und hier ein Ansteigen des Wassergehaltes im Vorwinter bis zum Dezember, dann aber ein mit unbedeutenden Unterbrechungen bis in den September und wohl auch den nicht berücksichtigten Oktober hinein andauerndes Sinken angegeben. Seine Prozentzahlen sind die folgenden. Die Versuchsstücke wurden bei 100° bis 120° getrocknet.

	Birke		Zitterpappel		Kiefer	
	Stamm	Zweige	Stamm	Zweige	Stamm	Zweige
November	41,39	32,73	49,1	33,5	50	48,3
Dezember	42,86	44,4	51	49,3	61,9	51,2
Januar	45,59	44,4	50	47,5	62,7	56,1
Februar	46,23	42,7	50,5	50,2	61,3	53,7
März	44,8	39,2	49,6	46,2	58.5	61,3
Juni	38,1	51,3	42,2	50,5	55,2	60,1
Juli	41,3	49,9	41,6	50,8	52,0	60.2
August	39,1	44,8	42,7	53,1	55,1	56,6
September	38,4	38,7	41,3	46	50,5	52,3

Geleznoff [2]) endlich fand an Wasser im Holze

der Föhre	des Spitzahorn
im Winter bis 64,5 %,	im Frühling 44,4 % (Maximum),
im Frühling und Herbst 62,2—63,3 %,	im Winter 37,1 % (Minimum).
im Sommer 59,5 %.	

Beim Vergleich des Wassergehaltes der einzelnen Teile obengenannter Bäume untereinander fand R. Hartig, dass der Wassergehalt des Splintes im allgemeinen dem des gesamten Holzkörpers parallel läuft, während die

[1]) Mitt. d. land- und forstwirtschaftl. Akademie zu Petrowskoe. Jahrg. 5. Heft 2. Moskau 1882. Nach Botan. Jahresber. 1883. I, 6.

[2]) Sur la quantité et la repartition de l'eau dans les organes des plantes. Bull. de l'Acad. de St. Petersburg. XXII Nr. 3. Referat: Botan. Jahresber. 1876. 708.

Rinden nur ein einziges Maximum im Mai und nur ein Minimum im Februar oder März zeigten. Es geht daraus hervor, dass das lebende Gewebe bis zur Periode der grössten Kälte immer wasserärmer wird, ein Umstand, der seine Widerstandskraft gegen die mit jener verbundenen Nachteile stärken muss. Nur bei der Kiefernrinde kommt ein merkliches Steigen des Wassergehaltes im Dezember auch in der Rinde zum Ausdruck. Von Aussen nach Innen nimmt nach Hartig der Wassergehalt der meisten Bäume mehr oder weniger ab. Der eigentliche Kern ist bei der Kiefer leer an flüssigem Wasser, während er bei der Eiche ungefähr soviel wie der Splint enthält. Bei Fichte, Kiefer und Rotbuche fand Hartig in allen Jahreszeiten die oberen Baumteile wasserreicher als die unteren, wie auch nach Geleznoff bei Kiefer, Spitzahorn, Birke und Zitterpappel in Stamm und Aesten 11- bis 36jähriger Individuen der Wassergehalt vom Grunde bis etwas unterhalb der Spitzen wächst. Indessen können nach R. Hartig z. B. im Dezember die oberen Baumteile infolge der sommerlichen Transpiration noch wasserarm sein, während die unteren durch die Wurzelthätigkeit den Verlust bereits teilweise wieder ersetzt haben. In Eichenstämmen fand er sogar im ganzen Jahre mit Ausnahme des Juli den Wassergehalt oben geringer als unten.

3. Die Wasserbewegung im Baume.

Infolge der Transpiration an den Blattoberflächen wird den oberen Regionen des Baumes fortwährend Wasser entzogen, welches von unten her Ersatz finden muss, und so ist sie es, die eine stete Bewegung wenigstens eines Teiles des im Baumkörper befindlichen Wassers notwendig macht.

Dass diese aufwärts gerichtete Wasserströmung im Holzkörper und nicht in der Rinde vor sich geht, weiss man schon seit lange, da man jederzeit durch Ringelung einen einfachen und unwiderleglichen Beweis dafür liefern konnte. Beraubt man einen Stamm oder Ast an einer nicht zu breiten Stelle ringsum der Rinde, so tritt kein Welken des über dieser Ringelstelle befindlichen Laubes ein. Der Baum oder Zweig fährt fort zu leben, bis sein Holzkörper durch die Einwirkung der Atmosphärilien und parasitischer Organismen in jenem Ringe seiner Leitungsfähigkeit für Wasser verlustig gegangen ist oder die Wurzel durch mangelnde Ernährung von den Blättern her, deren Assimilate, wie wir noch sehen werden, in der Rinde wandern, zu sehr geschädigt wurde. Geringelte Aeste können so jahrelang weiter vegetieren und über der Ringelungsstelle normal in die Dicke wachsen, während ganze Bäume rascher zu Grunde gehen, wenn nicht Ausschlag unterhalb jener Stelle für Ernährung der Wurzeln noch eine Weile zu sorgen vermag. Ob freilich alles aufwärts gehende Wasser im Holzkörper steigt, ist nicht zu sagen. R. Hartig gibt an, dass ein Zweig eines geringelten Stammes sehr wenig verdunstete im Vergleich zu einem solchen eines nicht geringelten, was darauf hinweisen würde, dass die Ringelstelle doch von einer geringeren Wassermenge passiert wurde, wenn dieselbe auch zur Deckung der Bedürfnisse des Zweiges ausreichte. Darüber besteht schon seit längerer Zeit kein Zweifel, dass die Aufwärtsbewegung des Wassers durchaus nicht im ganzen Holzkörper, sondern nur in den äussersten Jahresringen vor sich geht. Wurde dies doch schon wahrscheinlich durch die alltägliche Beobachtung, dass auf Stammquerschnitten gewöhnlich nur die äussere Splintzone feucht erscheint. Inter-

essante experimentelle Belege dafür lieferte STRASBURGER.[1]) Als er einen 4 m langen, 22 mm dicken Ast von *Robinia pseudacacia* in eine Lösung des rötlichen Farbstoffs Eosin stellte, fand er nach einer gewissen Zeit, dass die farbige Flüssigkeit in den drei äussersten Jahresringen bis zu 50 cm Höhe aufgestiegen war. In 1,5 m Höhe waren nur noch zwei Jahresringe, bei 2,5 m nur ein Jahresring gefärbt. Die Eosinlösung war also im äussersten Jahresring rascher als in den anderen in die Höhe gegangen. In einem Edeltannenast stieg das Eosin in den fünf äussersten Jahresringen, im innersten derselben aber schon in abnehmender Menge. Unterbricht man indessen die normale Wasserbahn durch ringförmige Einschnitte in das Holz, so können weiter nach innen gelegene Jahresringe helfend und ersetzend an der Wasserleitung sich beteiligen, selbstverständlich nur soweit

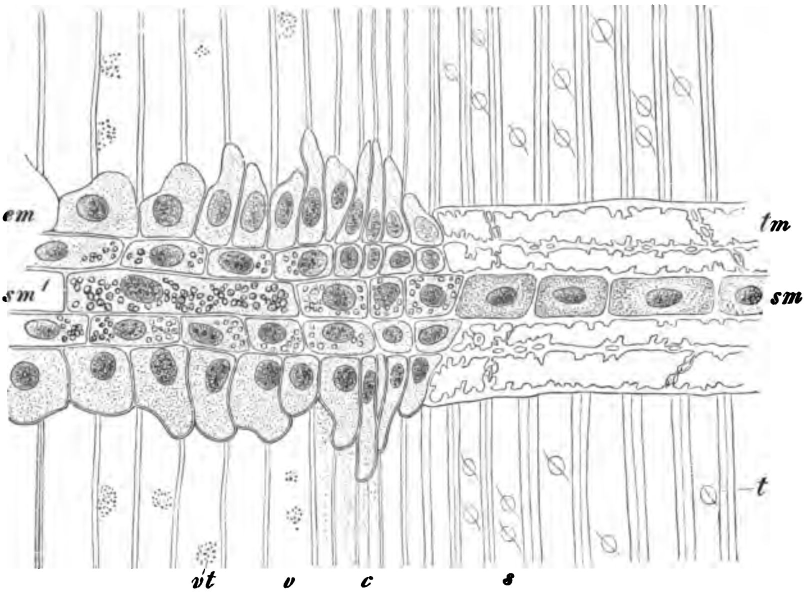


Fig. 75. Radialer Längsschnitt durch den Kieferstamm, den Aussenrand des Holzkörpers, das Cambium (*c*), den anschliessenden Bast und einen Markstrahl in sich fassend. *s* Spättracheiden mit Holztüpfeln (*t*); *v* Siebröhren mit Siebplatten (*vt*); *tm* den Markstrahl ober- und unterseits begleitende Quertracheiden; *sm* bis *sm*¹ stärkeführende Markstrahlzellen: *em* eiweissführende Markstrahlzellen. Vergr. 240. Nach Strasburger in B. L

sie nicht bereits durch Lufteintritt, Thyllenbildung oder anderweitige Verstopfung der leitenden Elemente unwegsam geworden sind. Der innere Splint bildet eine Art von Wasserreservoir, welches erst im Notfalle angegriffen wird.

Der Grund dafür, dass das Wasser normal sich nur in den äussersten Splintringen bewegt, ist nach STRASBURGER darin zu suchen, dass nur sie eine direkteLängsverbindung zwischen denGefässen oder Tracheiden der aufnehmenden Würzelchen und der Blattnerven, aus denen die transpirierenden Blattzellen schöpfen, darstellen. Die neuen Holzbildungen eines jeden

[1]) Bau und Verrichtung der Leitungsbahnen. vgl. auch R. HARTIG, Ueber die Wasserleitung im Splintholz der Bäume. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1888. Bd. 6. 222 u. Unters. a. d. forstbot. Institut zu München II, auch Lehrbuch p. 200.

Jahres am oberen und unteren Ende der Pflanze finden naturgemäss ihre direkte Fortsetzung nur in den Cambiumprodukten desselben Jahres. Aeltere Wasserbahnen können nur mit Hilfe von Querverbindungen aus den jüngsten Wurzelgefässen schöpfen und ebenso nur auf diesem indirekten, verhältnismässig grosse Widerstände bietenden Wege Wasser in die Blätter gelangen lassen. Uebrigens fehlen, wie STRASBURGER näher ausführt, wasserleitende Querverbindungen auch an der Anschlussstelle zwischen dem Holze eines jungen Triebes oder einer jungen Wurzel und dem vorjährigen Holze nicht ganz. Sie bestehen in Tüpfeln zwischen den letzten Elementen des Vorjahres und den ersten des diesjährigen Zuwachses; bei der Kiefer in quer gerichteten Tracheiden, welche den Markstrahlen sich anschliessen, und ein charakteristisches Merkmal des Kiefernholzes gegenüber anderen Nadelhölzern bilden (s. Fig. 75). Die grösste Menge der Tüpfel findet sich bei den Tracheiden der Koniferen bekanntlich auf den Radialwänden, so dass der Wasseraustausch zwischen den seitlich benachbarten Elementen eines und desselben Jahresringes verhältnismässig leicht von statten geht.

Die Geschwindigkeit der aufsteigenden Wasserbewegung in den Pflanzen wurde von SACHS mit Lithiumsalpeter auf 18,7 cm bis 206 cm in der Stunde je nach der Pflanzenart bestimmt. STRASBURGER (Leitungsbahnen 589) erhielt bei Robinia im Juni und Juli bei ca. 20° C. 1 m in 50 Minuten, beim Spitzahorn bei 20—24° C. 3 m, einmal in 4, ein andermal in 5 Stunden, also 60—75 cm in der Stunde. In einem reich verzweigten Lindenaste von 3 m Höhe erreichte bei 24° C. im Schatten die angewandte Farblösung in 5 Stunden den Gipfel. *Vitis vulpina* ergab 90 cm, *Clematis vitalba* bei trübem Wetter und 14° C. 80 cm für die Stunde, Als höchste Geschwindigkeit fand STRASBURGER bei *Begonia dioica* im Juli und August bei 20—26° C. 6 m Steighöhe in der Stunde, beim Kürbis noch etwas mehr.

Die Schwierigkeiten des Studiums der Wasserbewegung in den Bäumen begannen bei der Frage nach den Wanderungsbahnen des Wassers im einzelnen und nach den Einrichtungen, mit deren Hilfe die nicht unbedeutende Bedarfsmenge vom Niveau des Erdbodens bis in die Kronen der höchsten Bäume hinaufgeschafft wird. Nehmen wir an, dass eine sechzigjährige Buche in vollem Laube 18 Liter Wasser täglich verdunstet, so würde zur Versorgung eines 20 Meter hohen Baumes eine Arbeitsleistung von 360 Meterkilogramm täglich oder von 0,004 Meterkilogramm in der Sekunde notwendig sein, wenn dabei nur die Hebung des Wassers auf die genannte Höhe zu leisten wäre. Eine Dampfmaschine von einer Pferdekraft würde unter dieser Voraussetzung 18750 Buchenkronen versorgen können. In Wirklichkeit wird aber eine viel grössere Arbeit nötig sein, weil neben dem Gewichte des Wassers die Widerstände des Bauminneren zu überwinden sind. Am nächsten lag es, als treibende Ursache der Wasserbewegung im Baume dieselbe Kraft anzusprechen, welche aus den Stümpfen abgehauener Stämme im Frühjahre Wasser ausfliessen lässt, einen durch die Thätigkeit der Wurzelzellen hervorgerufenen Druck nach oben. Dieser „Blutungsdruck“ (s. Kap. XI, 3) vermag aber nicht, das durch die sommerliche Transpiration verbrauchte Wasser genügend rasch zu ersetzen, wie sich schon daraus ergibt, dass er im Sommer überhaupt nicht vorhanden ist. Der Stumpf eines eben gefällten Baumes blutet in dieser Jahreszeit nicht, sondern saugt sogar aufgegossenes Wasser ein. Ausserdem kann auch durch tote Wurzeln und durch den Querschnitt abgesägter Stämme Wasseraufnahme stattfinden.[1]) Man musste sich also nach anderen Kraft-

[1]) STRASBURGER, Leitungsbahnen, und HANSEN, Arbeiten des botan. Inst. zu Würzburg III. 308, auch BÖHM, Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889 (53).

quellen umsehen. Nacheinander und zum Teil nebeneinander wurden in den Wänden der Holzelemente wirksame Molekularkräfte, Haarröhrchenanziehung, ein Zusammenwirken von äusserem Luftdruck mit im Bauminneren vorhandener verdünnter Luft, Lebensäusserungen der Markstrahl- und Holzparenchymzellen, Destillationsvorgänge im Inneren der Gefässe und endlich — allen Ernstes! — der auf den Wurzeln lastende Druck des Erdbodens als Betriebskraft für die Wasserbewegung in Anspruch genommen, aber weder die als Imbibitionstheorie (J. v. SACHS 1862—1882), Luftdrucktheorie(J. BÖHM 1889), Gasdrucktheorie (R. HARTIG 1882), Klettertheorie (WESTERMAIER 1883), Destillationstheorie (SCHEIT 1886) bekannt gewordenen Hypothesen, noch die mit einem einseitigen Filtrationswiderstand der Markstrahlzellen operierenden Erklärungsversuche von GODLEWSKI (1884) und JANSE (1887) vermochten alle Einwürfe zu entkräften und sich durch ausreichende thatsächliche Beweise allgemeine Geltung zu verschaffen. Als bleibenden Gewinn aller dieser und anderer Bemühungen dürfen wir die einerseits namentlich von BOEHM und ELFVING, andrerseits von STRASBURGER erwiesenen Thatsachen ansehen, dass das Wasser nicht, wie die besonders lange und allgemein verbreitete Imbibitionstheorie wollte, in den verholzten Membranen, sondern in den Innenräumen der Holzelemente sich bewegt und dass die lebenden Zellen des Holzkörpers nicht an der Wasserleitung beteiligt sind. Der strenge Beweis für die letztgenannte Thatsache wurde von STRASBURGER) geführt, indem er bis zu 21 Meter hohe Bäume absägen und sofort in giftige Flüssigkeiten stellen liess. Die Blätter der Bäume fuhren fort zu transpirieren und die Flüssigkeiten stiegen bis zu ihrer Spitze in die Höhe, obwohl jede mit ihnen in Berührung kommende lebende Zelle sofort abstarb. Beispielsweise ward eine 21,9 Meter hohe 75jährige Eiche mit Seilen an benachbarten Bäumen befestigt, dann 10 cm über dem Boden schräg abgesägt, rasch mit Flaschenzügen emporgehoben und in einen Kübel mit Wasser schwebend eingelassen, das später nach Reinigung und Glättung der Schnittfläche durch gesättigte Pikrinsäure ersetzt wurde. Nach 3 Tagen war die Flüssigkeit bereits in den Gipfeltrieb gelangt, wie sich an dem veränderten Aussehen seines Laubes erkennen liess. Obwohl nun die Pikrinsäure als schnell tötendes Gift bekannt ist, schliesst der bisherige Versuch die Möglichkeit nicht aus, dass die lebenden Zellen, bevor die Flüssigkeit sie erreichte, eine ihr Steigen bedingende Wirkung ausgeübt haben möchten. Um dem zu begegnen, bot STRASBURGER, nachdem das Gift den Gipfel erreicht hatte, dem Baume nun noch mit Fuchsin gefärbte Pikrinsäure dar. Auch diese Flüssigkeit gelangte bis zum Gipfel, obgleich bei ihrem Eintritt bereits der ganze Baum abgestorben war. Dieser Versuch in Verbindung mit vielen anderen Experimenten STRASBURGERS hat das Problem des Wassersteigens in den Bäumen aus dem schwierigen Gebiet der Lebensvorgänge auf den Boden einfacherer Erklärbarkeit gerückt. Von nun an erschien das System der Wasserbahnen im Holze als ein mechanischer Apparat, dessen Wirkungsweise aus den Lehren der Physik musste verständlich gemacht werden können. STRASBURGER selbst war es nicht beschieden, das Rätsel endgültig zu lösen. Sein 1000 Seiten starkes, hier schon mehrfach citiertes Buch über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen enthält die wertvollsten Beobachtungen, Versuche und Gedanken über den anatomischen Bau der Holzgewächse, aber die endgültige Erklärung der Wasserbewegung stellt der Verfasser der Zukunft anheim. Unerwartet schnell sollte seine Vermutung, dass noch unbekannte physikalische Ursachen im Spiele seien, sich bestätigen. In zwar nicht absolut unbekannten, aber von den Botanikern

bisher nicht beachteten physikalischen Eigenschaften des Wassers scheinen die englischen Forscher Dixon und Joly[1]) und der Heidelberger Gelehrte Askenasy[2]) das fehlende Etwas aller bisherigen Theorieen gefunden zu haben.

Um Askenasys Auffassung verständlich zu machen, müssen erst die Wege des Wassers im Baume etwas näher betrachtet werden. Die Elemente des Holzes, in deren Innenraum das Wasser sich bewegt, sind die Tracheiden und die Gefässe. In ihnen beobachtet man ein rasches Aufsteigen eingesaugter Farbstofflösungen, die erst später von ihnen aus in der Umgebung sich verbreiten. Wo enge und weite Gefässe nebeneinander vorhanden sind, wie bei Robinia, da dienen dauernd nur die ersteren der Wasserleitung, während die letzteren bereits in zweijährigem Holze Luft führen können. Die dickwandigen Holzfasern beteiligen sich nicht an der Wasserleitung. Wesentlich für die letztere ist, dass die genannten Elemente von den Wurzelspitzen bis zu den Enden der Blattnerven zusammenhängende Bahnen bilden, deren Hohlräume an keiner Stelle durch Luft vollständig unterbrochen sind. Das Wasser kann überall aus einem Gefäss in ein zweites Gefäss oder eine Tracheide, aus einer Tracheide in eine weitere Tracheide oder ein Gefäss gelangen und alle diese Teilstrecken der Wasserbahn schliessen in der Längsrichtung des Stammes oder Astes möglichst geradlinig aneinander, teils durch weite Oeffnungen — die Gefässe — verbunden, teils — die Tracheiden und zum Teil die Gefässe — durch verholzte Membranen mit Hoftüpfeln getrennt, welche dem Wasser keinen unüberwindlichen Widerstand entgegensetzen. (Ueber die Tüpfel als Wasserwege siehe p. 78).

Das den verdunstenden Blättern zur Verfügung stehende Wasser haben wir uns sonach in Gestalt einer grossen Anzahl von Wasserfäden vorzustellen, die von den Blättern bis zu den Wurzelspitzen hinabreichen. Dieselben sind im Baum ringförmig angeordnet und untereinander reichlich in tangentialer, spärlicher in radialer Richtung verbunden, so dass, wenn auch einzelne oder selbst viele von ihnen durch Eindringen von Luft oder einen sonstigen Zufall unterbrochen werden, dadurch der Zusammenhang der ganzen Wassermasse vom Blatt bis zur Wurzel noch nicht völlig unterbrochen wird.

Dieser Wassersäule oder, wenn der Ausdruck erlaubt ist, diesem hohlcylindrischen Wassernetz wird auf seiner ganzen Erstreckung durch die ihm überall angrenzenden lebenden Zellen, namentlich aber in den Blättern, Wasser entzogen, wofür von den Wurzeln her Ersatz geschafft werden muss. Ein hierzu auch nur annähernd ausreichender Druck von unten her ist, wie wir wissen, nicht vorhanden. Wohl aber dürfen wir eine hebende Kraft in Anspruch nehmen, welche in den transpirierenden Blättern selbst ihren Sitz hat. Es ist Askenasys Verdienst, die Wirkungsweise dieser Kraft, der Imbibitionskraft der Zellhaut, an diesem Punkte des Pflanzenlebens uns klar gemacht zu haben.

Der Vorgang der Transpiration in den Blättern besteht darin, dass an den äusseren Wandflächen der Blattgewebszellen, namentlich da, wo sie, durch keine Cuticula geschützt, an die Intercellularräume angrenzen, das Wasser verdunstet, welches ihre Zellwände durchtränkt. In demselben Masse saugen auf oder „imbibieren“ diese Wände neues Wasser aus dem Zellinneren und zwar mit einer ähnlichen Kraft wie die ist, mit welcher plastischer Thon die Feuchtigkeit festhält. Wie es einen ausserordentlich

[1]) On the ascent of sap by H. H. Dixon and J. Joly. Proc. Royal soc. vol. 57. Nro. 340; Ann. of. Bot. vol. VIII Nr. 32, Dez. 1894 p. 468; Philos. transact. Royal soc. vol. 186. (1895) p. 569.

[2]) Askenasy, Verh. d. naturhist. med. Ver. zu Heidelberg. N. F. Bd. V. 2 Aufsätze 1895 und 1896.

starken Druck erfordern würde, aus letzterem das Wasser auszupressen, so lässt auch die in den Zellwänden enthaltene Flüssigkeit sich nur sehr schwer verdrängen. Auch daraus schon geht die Grösse des Aufsaugungsvermögens der Zellwände hervor, dass sie ihr Imbibitionswasser überhaupt dem Zellinneren zu entziehen vermögen, obwohl es dort durch osmotische Kräfte sehr festgehalten wird. Durch die Wasserentnahme seitens der Zellwände wird die Konzentration der Zellsäfte und damit deren osmotische Kraft gesteigert. Sie entziehen deshalb direkt oder durch Vermittelung anderer Zellen den Gefässen oder Tracheiden der Blattnerven Wasser, bis das osmotische Gleichgewicht wieder hergestellt ist. Fortdauerndes Verdunsten bedingt auf diese Weise auch fortdauerndes Schöpfen aus den Nervenelementen. Gleichwohl entsteht in diesen keine wasserfreie Stelle in der Nähe der saugenden Zellen, weil vermöge des inneren Zusammenhangs, der Kohäsion, des Wassers der von jenen durch das Saugen ausgeübte Zug sich durch das ganze Wasserfadensystem bis zu den Wurzelspitzen fortpflanzt. Das ist eben die bisher von den Botanikern nicht genügend beachtete Eigenschaft des Wassers, dass seine Teilchen trotz ihrer grossen Verschiebbarkeit sich durch Zugwirkungen nur sehr schwer voneinanderlösen lassen. Um Flüssigkeiten zusammenzupressen, sind bekanntlich grosse Kräfte nötig und nicht geringere Kräfte sind erforderlich, um ihr Volumen durch Zug zu vergrössern oder gar eine etwa in einer Glasröhre eingeschlossene Wassersäule auseinanderzureissen. Entsprechend verhalten sich die Wasserfäden im Baume.

Am unteren Ende berühren die Wasserfäden die lebenden Zellen der Wurzel und hier setzt sich ihre Zugspannung wieder in osmotische Kraft um. Wie in den Blättern die Imbibitionskraft der an die Lufträume grenzenden Zellwände den Zellinhalten Wasser entzieht, so wirkt hier jene Zugspannung wasserentziehend auf die Zellen des Centralstrangs der Wurzel und weiterhin der Wurzelrinde. Die dadurch hervorgerufene Störung von deren osmotischem Gleichgewicht beeinflusst schliesslich die Wasseraufnahme durch die Wurzelhaare.

In einer neueren Mitteilung (Verhandlungen des naturhist.-med. Vereins zu Heidelberg N. F. Bd. V, 1896) gibt Askenasy einen einfachen Versuch zur Illustration seiner Theorie an. Füllt man eine meterlange, gut gereinigte Glasröhre mit luftfreiem Wasser und schliesst sie am einen Ende mit einem Gipspfropf, so kann der letztere die verdunstende und aus den Blattnerven schöpfende Zelle mit ihrer für Wasser durchlässigen, für Luft undurchlässigen Wand, die Wassersäule einen Wasserfaden im Baume vorstellen. Stellt man die Röhre mit dem offenen Ende in Quecksilber, so steigt dieses, während an der Aussenfläche des Gipspfropfs Wasser verdunstet, in der Röhre in die Höhe und zwar weit über den jeweiligen Barometerstand, woraus am besten erhellt, dass nicht nur der Luftdruck es ist, der sein Steigen veranlasst; die Länge der Flüssigkeitssäule wird durch ihre Kohäsion wesentlich mitbestimmt.

Der Einfachheit halber gingen wir oben von der Annahme aus, dass die Wasserfäden im Baume nicht durch Luft unterbrochen seien. Sie entspricht insofern den Thatsachen, als eine völlige Unterbrechung des Leitungssystems oder auch nur einer grösseren Anzahl seiner einzelnen Bahnen durch Luft allerdings nicht vorkommt. Die Leitungsbahnen pflegen nicht in direkter Berührung mit Intercellularräumen zu sein oder wenigstens keine Tüpfel nach solchen hin zu besitzen. Oft sind sogar die Gefässbündel durch besondere Schutzscheiden von luftreichen Gewebepartieen, wie dem grünen Parenchym von Blättern und Rinden oder dem Gewebe der primären Wurzelrinde abgeschlossen, Schutzscheiden, zwischen deren Zellen niemals Inter-

cellularräume hindurchführen, weil teilweise Verkorkung ihrer nach den Wasserbahnen hin gerichteten Wände deren Spaltung nicht zulässt. Ausserdem aber setzen die Gefässwände selbst dem Eindringen von Luft einen ausserordentlich grossen Widerstand entgegen. STRASBURGER konnte lufthaltige Hölzer selbst durch 48stündiges Auspumpen nicht von aller Luft befreien und fand ein rasches Eindringen von Luft in die Gefässe erst dann, wenn der Druckunterschied zu beiden Seiten ihrer Wandung fast eine volle Atmosphäre betrug. „Fast macht es den Eindruck einer direkten Anpassung,“ meint STRASBURGER l. c., „dass die Widerstände, welche die Wände der trachealen Bahnen einem raschen Durchgang der Luft entgegensetzen, mit den grössten Druckunterschieden annähernd zusammenfallen, die für dieselben in Betracht kommen können.“ Ist ein direktes Eindringen gasförmiger Luft in die Gefässe so gut wie ausgeschlossen, so bleibt ihr indessen ein Weg doch noch offen. Die Gefässwände sind nicht undurchlässig für Gase, die in Wasser gelöst wurden, und da jeder Liter Wasser gewöhnlich einige Kubikcentimeter Luft aufgelöst enthält, so wird solche durch das von den Wurzeln aufgenommene Wasser mit in die Gefässe und Tracheiden gebracht, wo sie dann durch verschiedene Umstände wieder zur gasförmigen Ausscheidung gelangen kann.

Auf ähnlichem Wege — durch Diffusion — können aus der Rinde kleine Gasmengen in die Gefässe eindringen. Thatsächlich finden sich, auch abgesehen von den weiten Gefässen, deren Luftgehalt schon oben erwähnt wurde, bei starker Verdunstung gaserfüllte Räume in den Leitungsbahnen. Ihr luftförmiger Inhalt kann so verdünnt sein, dass wenn man sie unter Wasser oder Quecksilber öffnet, diese Flüssigkeiten von dem Druck der Atmosphäre mit Gewalt in sie hineingepresst werden. Auf diese Weise steigt in Sprossen, welche man an einem heissen Sommertage unter Quecksilber abschneidet, das Metall in kürzester Zeit mehrere Centimeter hoch auf. Solche Beobachtungen gaben Anlass zu der geistreichen SACHSschen Hypothese, nach welcher das Wasser nicht in den Gefässräumen, sondern im Inneren ihrer dicken, verholzten Wände sich bewegen sollte.[1])

Nächst ASKENASY[2]) war es besonders VESQUE, der darauf hinwies, dass die Gestalt und Wandstruktur der Gefässe und Tracheiden die Existenz dünner Wasserschichten in ihrem Innenraum möglich und fast unvermeidlich mache. Durch den meist unregelmässig eckigen oder ovalen Querschnitt der genannten Organe und die früher beschriebenen mannigfaltigen Verdickungsleisten ihrer Wände entstehen Winkel und Rinnen, in welchen das Wasser, wenn auch nur in dünnen Fäden, sich an Luftblasen vorbei bewegen kann. Der experimentelle Nachweis hierfür wurde von VESQUE mit einer Thermometerröhre geführt, in welcher er als Ersatz der Verdickungsleisten der leitenden Holzelemente ein schraubig gewundenes Haar angebracht hatte. Nach Füllung der Röhre durch eine von Luftblasen unterbrochene Wassersäule stieg unter dem saugenden Einfluss eines an ihrem oberen Ende angebrachten Gipsstückes Eosinlösung in der That an den Blasen vorbei in die Höhe. Ausserdem gelang es STRASBURGER, den entsprechenden Vorgang im Holz, und zwar in Längsstreifen aus dem Splint von Koniferen, direkt zu beobachten. Als befördernden Umstand hebt ASKENASY die leichte Benetzbarkeit der verholzten Wände hervor. Das

[1]) Einen interessanten Beitrag zum Verständnisse der Wasserbewegung im Holze liefert KAMERLING in der Jenaer Inauguraldissertation: Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. München 1897.

[2]) l. c. VESQUE, La sève ascendante. Revue gen. d. sc. 1891. Annales agronomiques. T. XI. 1885.

diesen anhängende Wasser steht in direkter Verbindung mit dem Wasser im Inneren der Membran, welches zur Leitung des Stromes an den doch immerhin nicht sehr langen Gasblasen vorüber auch beitragen mag. DIXON und JOLY[1]) zeigten durch Versuche mit Safranin direkt, dass wirklich auch in den Wänden selbst Wasser aufsteigen kann. Endlich wird ein Teil der in den Leitungsbahnen sich entwickelnden Gasblasen dadurch für die Gesamtleitung unschädlich, dass die Tüpfelschliesshäute zwar für Wasser, aber nicht für Gase durchlässig sind. Die Wirkung einer Gasblase bleibt dadurch auf den kleinen Behälter beschränkt, in dem sie entstanden ist, indem nur dieser als Nichtleiter von der Wasserbewegung ausgeschlossen wird.

Kapitel XIII.

Herkunft und Bedeutung der mineralischen Nährstoffe der Bäume.

1. Allgemeines.

Alle Organismen, Mensch und Tier mit inbegriffen, bedürfen zum Leben einer gewissen Menge von Mineralstoffen, welche in ihrem Körper in der verschiedensten Weise Verwendung finden. Leicht verständlich ist ihre Rolle im Haushalt der Lebewesen, wenn sie als mechanisch wirksame Körper, als wahre Steine auftreten, wie das phosphorsaure und kohlensaure Calcium im Knochengerüst der höheren, den Gehäusen niederer Tiere, das oxalsaure Calcium in Blättern, Baumrinden und jungen Fruchtgehäusen,[1]) wo es in manchen Fällen steinerne Mäntel um die Blattnerven, auch steinerne Wände oder Gewölbe bildet, die als Schutzmittel gegen tierische Angriffe und gegen mechanischen Druck zu dienen vermögen. Bedeutungsvoller aber noch ist die chemische Rolle der Mineralstoffe im Organismus. Die eiweissartigen Körper, aus welchen die lebende Pflanzensubstanz besteht, enthalten Schwefel als nie fehlenden Bestandteil und auch Phosphor kann an ihrem Aufbau teilnehmen; zur Bildung des Chlorophylls ist Eisen unentbehrlich; ferner dienen Mineralstoffe zur Ueberführung löslicher in unlöslicher Verbindungen und wohl noch zu unzähligen anderen Reaktionen.

Eine geringe Anzahl von Elementen nur ist es, deren Verbindungen die grünen Pflanzen aus dem Boden als gänzlich unentbehrlich aufnehmen müssen: Vier Metalle, Kalium, Calcium, Magnesium und Eisen, und drei Nichtmetalle, Schwefel, Phosphor und Stickstoff. Dazu kommt noch das Wasser mit seinen beiden Elementen Wasserstoff und Sauerstoff. Die Zufuhr dieser neun einfachen Stoffe bildet eine ebenso notwendige Bedingung

---

[1]) The path of transpirations current. Annals of botany. 1895.

[2]) BACCARINI, Intorno ad una probabile funzione meccanica dei cristalli di ossalato calcico. Ann. d. R. istit. bot. di Roma I, 1, 1884.

40 jährige Hainbuche,	Oolith,	Mitte	Juli	. . . .	5,21%
40 „ Espe	„	„	„	. . . .	8,87%
40 „ Bergulme	„	„	„	. . . .	6,82%
40 „ Feldahorn	„	„	„	. . . .	4,68%
40 „ Buche	„	„	„	. . . .	5,14%
40 „ Eiche	„	„	„	. . . .	4,51%
40 „ Esche	„	„	„	. . . .	7,00%

Die doppelt aufgeführten Arten zeigen, dass grosse Schwankungen vorkommen. Allgemein führt RAMANN in seinem Werke über forstliche Bodenkunde und Standortslehre als aschenarme Laubblätter die der Birke, Erle, Hainbuche mit 3—4,5%, als die aschenreichsten die der Esche und Akazie (Robinia) mit 7—9% an. Die übrigen Laubholzarten stehen zwischen diesen Extremen, während die Nadeln der Nadelbäume hinter allen Laubbäumen an Aschenreichtum zurückbleiben. Natürlich steigert sich der Verbrauch an Mineralstoffen bei der jährlichen Blattbildung mit der Ausdehnung der Krone und folgende Zahlen aus RAMANNS citiertem Buche mögen zeigen, welche Mineralstoffmengen in den verschiedenen Altersperioden durch die Baumwurzeln dem Boden entzogen und den Blättern zugeführt werden.

Jährlicher Verbrauch der Buche für die Blattproduktion pro Hektar in Kilogrammen:

Buchen der I.—III. Ertragsklasse.

	Stickstoff	Kali	Kalk	Phosphors.	Reinasche.
21—40 Jahre	46,9	10,4	86,2	11	265,2 kg
40—61 „	53,3	12,5	103,4	13,2	318,2 „
61—81 „	61,6	13,5	112,8	14,3	345,5 „
81—100 „	67,0	14,9	123,1	15'7	378,8 „
über 100 „	60,3	13,4	110,8	14,1	340,9 „

Bezüglich des Verhaltens der Blätter in den einzelnen Monaten der Vegetationszeit bedarf es kaum der Erwähnung, dass ihr Mineralstoffgehalt steigt, so lange Wasser in ihnen zur Verdunstung gelangt. Will man vergleichbare Analysenresultate erhalten, so muss daher das Material von den verschiedenen Bäumen zur selben Zeit eingesammelt werden. In den im April 1896 zu Eberswalde getroffenen Vereinbarungen zwischen den Vorständen der chemischen Abteilungen der forstlichen Versuchsanstalten Eberswalde, München und Tharandt ist der Monat August festgesetzt worden. Gleichzeitig wurde beschlossen, darauf zu achten, dass nur Lichtblätter und nur Blätter in gleichem Entwickelungsstadium verwendet würden. Bei Fichten und Tannen sollen die Nadeln im Herbste des zweiten Vegetationsjahres, bei den Kiefern im Herbst des ersten Jahres vom Oktober an zur Verwendung kommen. In dem die Blätter behandelnden Kapitel wurde auf eine Arbeit WEHMERS[1]) hingewiesen, nach welcher eine herbstliche Rückwanderung wertvoller Mineralstoffe aus den Blättern in die Zweige nicht stattfindet. WEHMER erklärt die bisher allverbreitete Ueberzeugung von der herbstlichen Entleerung der Blätter an Mineralstoffen, speziell an Kali und Phosphorsäure, wie schon angegeben wurde, als die Folge unrichtiger Deutung der Aschenanalysen und ferner mangelhafter Berücksichtigung der Auswaschung, welche absterbende und abgestorbene Blätter bereits am Baume und mehr noch nach dem Abfall durch Regen und Tau erleiden. Die herbstliche Auswanderung genannter Stoffe aus den Blättern schloss man aus dem geringeren Prozentgehalt der kurz vor oder nach dem Blattfall

[1]) Landwirtschaftl. Jahrb. 1892. 3. Heft. Ber. d. deutschen botan. Ges. X. 1892.

gewonnenen Blattaschen an Kali und Phosphorsäure im Gegensatz zu Blattaschen aus früheren Monaten. Beispielsweise ergaben Analysen RISSMÜLLERS (Landwirtsch. Versuchsstationen Bd. XVII, 1874, 17):

I. Die Blätter der Buche enthielten in den einzelnen Monaten an Kali und Phosphorsäure in Prozenten der Reinasche

	Kali %	Phosphorsäure %
Mai	31,23	21,27
Juni	21.47	8,43
Juli	11,85	5,24
August	9,81	4,53
September	10,53	4,24
Oktober	7,67	3,22
November	5,78	1,08

Wir finden im November nur noch 5,78 % Kali und 1,08 % Phosphorsäure gegenüber 31,23 % respektive 21,27 % dieser Substanzen in der Asche der Maiblätter und man zog hieraus den Schluss, dass diese beiden Substanzen im Spätherbst bis auf geringe Mengen aus den Blättern ausgewandert seien. Ganz anders aber gestaltet sich das Bild, wenn nicht die obigen Prozentzahlen, sondern der absolute Gehalt der Blätter in Betracht gezogen wird.

II. Je 1000 Buchenblätter enthielten in Grammen:

	Kali	Phosphorsäure
Mai	0,77	0,53
Juni	1,20	0,46
Juli	1,28	0,56
August	1,19	0,66
September	1,14	0,45
Oktober	0,87	0,36
November	0,74	0,14

Aehnliches ergiebt sich aus Analysen DULKS, von welchen die ebenfalls von WEHMER citierten absoluten Zahlenwerte hier noch angeführt seien.

Je 1000 Blätter enthielten in Grammen:

	Kali	Phosphorsäure
Mai	0,515	0,328
Juni	0,593	0,227
Juli	0,639	0,293
August	0,874	0,387
September	0,701	0,319
Oktober	0,802	0,441
November	0,559	0,328

Zieht man die unausbleiblichen individuellen Schwankungen mit in Rechnung, so wird niemand aus solchen Zahlen eine herbstliche Verminderung des Kali- und Phosphorsäuregehaltes der Blätter herauslesen können. Von früheren Beobachtern, welche das Fehlen einer herbstlichen Auswanderung der Mineralstoffe aus den Blättern angeben, citiert WEHMER NOBBE, HÄNLEIN und COUNCLER, welche bei Wasserkulturpflanzen von verschiedenen Holzpflanzen die Blätter „unentleert" abfallen sahen (Landwirtsch. Versuchsst. Bd. XXII, 1883 p. 241. Tharander Jahrb. XXX, 19). Mit der Ablehnung der bisher für eine herbstliche Auswanderung von Mineralstoffen aus den Blättern angeführten Zahlen leugnet WEHMER natürlich nicht eine Translokation von solchen während des Lebens des Baumes. So ist

nicht ausgeschlossen, dass zur Zeit der Fruchtbildung eine Wanderung aus anderen Teilen des Baumes, speziell auch aus den Blättern, in die Samen stattfinde. Wo aber ohne einen derartigen Anlass eine Abnahme der Mineralstoffe im Herbste zu erkennen ist, wie vielleicht für November in den Rissmüllerschen Analysen, da fällt sie nach Wehmer in die Zeit nach der Bildung der Trennungsschicht und kann somit nicht auf Auswanderung beruhen, sondern nur auf Auswaschung.

3. Mineralstoffgehalt der Rinde.

Bezüglich des Aschengehaltes der Stammgebilde gibt Ramann (Forstliche Bodenkunde p. 318) an, dass derselbe in jugendlichen Organen grösser sei als in älteren. Ferner ist die Rinde stets aschenreicher als das zugehörige Holz, schwankt aber in ihrem Aschengehalt zwischen ausserordentlich weiten Grenzen. Ramann (Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen 1883, p. 4) gibt an etwa 0,75 % der Trockensubstanz in der Rinde von Kiefer und Birke; 1,4—1,8 % bei der Fichte; 2 % bei der Tanne; 3—4 % bei der Buche und Eiche und 8—9 % beim Feldahorn und der Rüster. Ferner fand er interessante Unterschiede in dem Aschengehalt glattschaliger und borkebildender Rinden. Borke ist immer aschenärmer als die lebendige Rinde; deshalb nimmt mit der im Alter zunehmenden Borkebildung der Aschengehalt der Rinde von Borkenbäumen ab. Umgekehrt steigt in glattschaligen Rinden der Aschengehalt mit dem Baumalter, weil ihr grösster Teil dauernd am Stoffwechsel teilnimmt und dabei eine Anreicherung an unlöslichen Verbindungen erfährt.

Analysen von R. Weber (Ramann l. c. 5) thun dies für die Eiche und Buche sehr deutlich dar:

Reinasche. Eichenrinde.

15 jährig	2,74 %	Der Aschengehalt der Rinde steigt bis zum Beginne kräftiger Borkenbildung im Alter.
25 „	3,77 %	
50 „	7,66 %	
345 „	3,76 %	

Reinasche. Buchenrinde.

10 jährig	2,15 %	also ein dauerndes Steigen des Aschengehaltes.
20 „	3,13 %	
40 „	3,08 %	
50 „	3,47 %	
220 „	4,876 %	

Unter den Mineralstoffen der glattschaligen Rinden ragt namentlich der Kalk an Menge hervor. So bei der Hainbuche (7,7 % Kalk bei 8,8 % Reinasche), der Esche (3,3 % Kalk bei 4,1 % Reinasche) und den meisten übrigen Baumarten wie Eiche, Erle, Akazie, Hasel, Elsbeere u. a. Auch die Ulmenrinde besitzt einen hohen Kalkgehalt (7,777 % bei 0,26 % Reinasche), daneben 0,421 % Kieselsäure, welche in noch grösseren relativen Mengen in den Rinden der Buche und Fichte sich findet. Ramann führt (l. c. 6) als Beispiele an:

Buche:

10 jährig	2,15 %	Reinasche	mit	0,478	Kieselsäure
20 „	3,13 %	„	„	0,242	„
40 „	3,08 %	„	„	0,689	„
50 „	3,47 %	„	„	0,394	„
220 „	4,76 %	„	„	0,512	„

Fichte (nach SCHRÖDER cit. bei RAMANN l. c. p. 6):

frische Rinde	1,98 %	Reinasche mit	0,665 Kieselsäure
Borkeschuppen	1,45 %	„ „	0,46 „
abgest. Rinde (Borke)	1,127 %	„ „	0,318 „

In dem hohen Gehalt an Kalk und Kieselsäure in den Rinden vermutete schon RAMANN ein Schutzmittel, ohne aber näher anzugeben, gegen welche schädlichen Einflüsse. Wir dürfen hier wohl wieder an Tiere denken, deren Mundteilen die harten Mineralmassen die Zerstörung der betreffenden Rinden erschweren. Bei den eine starke Borke bildenden Hölzern würde die Masse der Borke selbst die Erreichung der lebenden Rindenteile durch die Zerstörer erschweren und so dem Mineralgehalt der glatten Rinden gegenüber vicarierend eintreten. Uebrigens geht aus den neueren Untersuchungen von G. KRAUS[1]) hervor, dass das Kalkoxalat der Baumrinden nicht gänzlich am Stoffwechsel unbeteiligt ist. KRAUS fand, dass jenes Salz in den Rinden beim Austreiben der Knospen in der Regel eine Verminderung erleidet, welche 12 %, 42 %, ja selbst 50 % desselben betragen kann. Es vermag also gelöst und wieder in den Stoffwechsel hineingezogen zu werden.

4. Mineralstoffgehalt des Holzes.

Der Mineralgehalt des Holzes ist im Vergleich zur Rinde nur sehr gering. Er beträgt bei den meisten Holzarten 0,3—0,4 % der Trockensubstanz, erreicht selten, wie bei der aschenreichen Robinie 0,5 %, bleibt aber auch nur selten unter 0,3 % zurück wie bei der Kiefer (0,22—0,24 %) und Weymouthskiefer (0,19 %). Nach DAUBES (Forstliche Blätter VII, 1883, 177) Untersuchungen an Lärche, Kiefer, Fichte, Eiche ist der Aschengehalt des Splintes grösser als der des Kerns, während Splintbäume, wie Buche und Tanne, nach R. WEBER (Holz der Rotbuche p. 144) das umgekehrte Verhalten zeigen. Namentlich enthält die Splintasche mehr Phosphorsäure und Kali als die Kernasche, welche aber reicher an Kalk ist. Der Stickstoffgehalt ist wieder in der Splintasche grösser als im Kern. Die Ursache für den geringeren Gehalt des Kerns an den genannten Substanzen erblickt DAUBE in einer Auswanderung der wichtigsten Mineralstoffe.

Besonders eingehende Mitteilungen über die Verteilung der Mineralstoffe im Stammholze macht R. WEBER in seinem schon mehrfach citierten Werk (R. HARTIG und R. WEBER, Holz der Rotbuche. Berlin 1888). Durch Analysen von Holzscheiben, die den Versuchsstämmen in verschiedenen Höhen entnommen wurden, und getrennte Untersuchung der Asche von Proben aus Gruppen aufeinanderfolgender Jahresringe gelang es ihm, sich ein Bild von den Schwankungen im Mineralgehalt in der Länge und dem Querschnitt der Bäume zu machen.

Der Gehalt des Holzkörpers der Buche an Asche in Prozenten der Trockensubstanz nahm meist von der Peripherie der Bäume nach dem Zentrum hin und in jeder Wachstumsperiode von unten nach oben zu. Der von DAUBE konstatierte Mindergehalt an Asche im Zentrum trat nur ein, wenn die Bildung eines Kerns erfolgte, der, wie früher bemerkt, bei der Buche krankhafter Natur ist. Das Maximum des Aschengehaltes liegt in der Mitte des Baumabschnittes, in welchem sich der Stamm in die Aeste verbreitert, manchmal im Gipfelholze.

[1]) Flora. Bd. LXXXIII. 1897. p. 54. Ueber das Verhalten des Kalkoxalats beim Wachsen der Organe.

Die Veränderungen des Aschengehaltes aufeinanderfolgender Jahrringgruppen eines und desselben Baumes sind im grossen und ganzen analog den Abweichungen, welche das Verhältniss zwischen Asche und Trockensubstanzmenge im Holze verschiedener Bäume der entsprechenden Altersstufen erkennen lässt. Sie sind interessant, weil sie ein Streiflicht auf die Beziehungen zwischen dem Standraum und der mineralischen Ernährung der Bäume werfen. Mit dem Baumalter nimmt das Aschenprozent des Holzkörpers der Buche bis zum 60. Jahre regelmässig ab, steigt dann in der Altersstufe von 80 bis 90 Jahren wieder an, um dann wieder zu fallen. Weber erklärt sich dies daraus, dass der gedrängte Stand im Gerten- und Stangenholzalter der Buchenbestände die erste Verminderung des Aschenprozentes herbeiführe. Gegen Ende der Durchforstungsperiode erlangen die einzelnen Stämme eine grössere Standraumfläche zur Ernährung und eine freiere Kronenentwickelung, womit denn auch das Aschenprozent wieder zunimmt.

5. Verteilung der einzelnen Aschenbestandteile im Stamme.

Wichtiger noch als die Kenntnis der Verteilung der Gesamtasche im Stamme verspricht für das Verständnis der Bedeutung der Mineralstoffe die Untersuchung der Verteilung der einzelnen Aschenbestandteile zu werden. Auch hierüber finden wir bei Weber Angaben, welche für Holz und Rinde angeführt sein mögen. Der absolute Gehalt des wasserfreien Buchenholzes an Kali steigt im allgemeinen stark von der Peripherie zum Zentrum eines jeden Querschnittes und nimmt innerhalb jeder Wachstumsperiode vom Stockabschnitt nach dem Gipfel hin zu. Das Maximum des Kaligehaltes liegt also in den obersten Teilen der Stammachse, etwa da, wo die Aeste auseinander zu gehen beginnen, während das Minimum im Aussensplint des untersten Querschnittes gelegen ist. Die Verteilung des Kali entspricht sonach der der Gesamtasche im Holz. Anders in der Rinde; diese enthält trotz ihres grossen Aschenreichtums nicht viel mehr Kali als das Holz; ihre Asche setzt sich, wie schon angeben, wesentlich aus Kalk und Kieselsäure zusammen. Auch Wurzelholz und Wurzelrinde enthalten fast gleich viel Kali. Der kalireichste Teil des Baumes aber sind die Zweigspitzen. Die letzteren besitzen auch das phosphorsäurereichste Holz. Auch nimmt die Phosphorsäure wie das Kali innerhalb einer jeden Wachstumsperiode von unten nach oben zu, in den zentralen Schichten rascher, in den äusseren Splintschichten langsamer. Im übrigen aber stimmt die Verteilung der Phosphorsäure nicht mit der des Kalis überein. Der Phosphorsäuregehalt des Holzkörpers nimmt von der Peripherie nach der Stammachse hin ab, so dass der an Phosphorsäure ärmste Teil des Holzes der zentrale Teil der untersten Querschnitte ist. Ebenfalls im Gegensatz zu der Verteilung des Kalis besitzt die Rinde einen weit höheren Gehalt an Phosphorsäure als das Holz, der wie in letzterem von unten nach oben zunimmt.

An Kalk ist in der Stammrinde auf 1000 Teile Trockensubstanz das 40- bis 56fache enthalten wie im Holzkörper, wieder mit Zunahme von unten nach oben. Im Holze ist der Kalk ziemlich gleichmässig verteilt, doch ist im allgemeinen ein langsames Steigen des Kalkgehaltes von aussen nach innen und von unten nach oben bemerkbar, so dass er wie die Gesamtasche an der ersten Teilungsstelle des Stammes sein Maximum erreicht und im Aussensplint des untersten Querschnittes im Minimum vorhanden

ist. Auch nach H. Zimmermann[1]) und Molisch[2]) ist bei vielen dicotylen Holzgewächsen der Splint kalkfrei oder wenigstens kalkärmer als der Kern. Die Wurzelrinde enthält fast nur die Hälfte der in der Stammrinde vorhandenen Kalkmenge.

Die Magnesia ist im Holz nur zu 0,38—1,53 auf 1000 Teile Trockensubstanz vorhanden und erreicht an derselben Stelle wie der Kalk ihr Maximum. In der Stammrinde beträgt ihre Menge 2- bis 5 mal soviel als im Holz; die Wurzelrinde ist äusserst arm an Magnesia. Interessant ist, dass in Samenjahren der Gesamtaschengehalt des Buchenstammes nach Weber[3]) sich nicht ändert, wohl aber in Rinde und Holzkörper ein erheblicher Verlust an Magnesia nebst einer Stickstoffabnahme eintritt. Phosphorsäure und Schwefelsäure erfahren dabei eine nur geringe Verminderung.

6. Mineralgehalt der verschiedenen Holzarten.

Zwischen den einzelnen Holzarten bestehen bezüglich des Aschengehaltes recht grosse Verschiedenheiten. Dem mehrfach zitierten Buche von Ramann, wo sich die Litteratur zusammengestellt findet, entnehme ich hierüber die meisten der folgenden Angaben.

Die Kiefer gehört zu den aschenärmsten Baumarten und wird in Bezug auf Kalium- und Calciumgehalt, weniger in Bezug auf die Phosphorsäure, von der Fichte übertroffen. Die Tanne enthält erheblich mehr Kalium (22,9—30,1 %) als Kiefer und Fichte, so dass sie als Kalibaum bezeichnet wird, auch etwas mehr Phosphorsäure, bleibt aber im Kalkgehalt hinter jenen beiden zurück. Der Gehalt der Lärche an mineralischen Nährstoffen ist geringer als der der Fichte und Tanne und der der Weymouthskiefer der geringste von allen untersuchten Holzarten. Für die Lärche ist charakteristisch der hohe Gehalt an Magnesium in allen Baumteilen. Ferner sei als Illustration der vorkommenden Schwankungen noch erwähnt, dass in der Tannenasche von J. v. Schroeter über 33 % Manganoxyduloxyd gefunden wurde, während es Councler dort nur in kleinen Mengen begegnete.

Unter den Laubhölzern unterscheidet sich die Eiche von der Buche durch geringere Aufnahme von Kalium und Phosphorsäure und Mehraufnahme von Calcium bei der Holzerzeugung. Vogelkirsche, Buche und Weissbuche enthalten auf 100 Teile Trockensubstanz 0,134—0,195 Teile Kali und Phosphorsäure; Elsebeere, Feldrüster, Eiche und Feldahorn 0,210—0,234 Teile derselben Substanzen; Aspe, wilder Apfelbaum und Hasel 0,293 bis 0,331 Teile und endlich die Esche 0,4 Teile. Die Robinie nimmt sehr hohe Mineralstoffmengen auf und hält in den Blättern namentlich viel Kalk, verhältnismässig weniger Kali und Phosphorsäure fest.

Bezüglich der Bedeutung dieser Angaben für das Baumleben sei noch einmal daran erinnert, dass sie in erster Linie den Entzug von Mineralstoffen erkennen lassen, welchen der Boden durch die genannten Bäume erfährt. Dass dieser sich nicht mit Bedarf und Anspruch derselben an den Boden zu decken braucht, zeigt am besten das Verhalten der wilden Akazie. Sie nimmt sehr hohe Mineralstoffmengen auf, entzieht dem Boden also viel; trotzdem ist sie anspruchslos zu nennen, weil sie auch armen Böden ihren

[1]) Ztschr. f. angewandte Chemie. 1893. Ref. Botan. Centralblatt 1893. IV. 37.
[2]) Botan. Centralblatt 1881. IV. 425, citiert nach Zimmermann.
[3]) Weber, Forstlich-naturw. Ztschr. 1892.

Bedarf zu entnehmen vermag, wobei sie dieselben freilich früher erschöpft als andere Baumarten. Die Begriffe Anspruch, Bedarf und Entzug sind in RAMANNS Buch sehr gut definiert und auseinandergehalten.

Schliesslich ein die mittlere prozentische Zusammensetzung der Holzasche einer Anzahl von Bäumen angegeben (EBERMAYER, Physiolog. Chemie d. Pflanzen I, Berlin 1882, 737).

	Zahl der Analysen	Rein-asche	In 100 Teilen Reinasche									
			K_2O	Na_2O	CaO	MgO	Fe_2O_3	Mn_3O_4	P_2O_5	SO_3	SiO_2	Cl
Buche	9	0,46	30,86	2,01	28,85	11,83	1,07	5,26	14,72	2,87	2,42	0,09
Eiche	13	0,48	34,78	2,36	22,44	16,54	0,62	2,69	16,98	2,75	0,71	0,32
Birke	6	0,33	23,60	2,27	29,03	16,48	0,90	8,66	14,71	1,69	1,99	0,66
Kiefer	7	0,30	14,31	0,99	53,64	10,69	0,11	3,34	6,05	3,51	2,61	—
Lärche	6	0,17	33,57	1,70	45,14	13,20	3,04	—	7,68	2,05	3,23	—
Fichte	9	0,21	19,66	1,37	33,97	11,27	1,42	23,96	2,42	2,64	2,73	0,07
Weisstanne	2	0,24	39,87	0,90	11,14	9,55	0,73	28,56	6,13	1,80	1,33	—

7. Die Rolle der einzelnen mineralischen Nährstoffe im Pflanzenleben.

Unsere Erkenntnis der Rolle, welche die besprochenen Mineralstoffe im Pflanzenleben spielen, ist noch sehr gering, entsprechend unserem geringen Wissen vom pflanzlichen Stoffwechsel überhaupt. Schwefel und Phosphor sind Bestandteile der lebenden Pflanzensubstanz, des Protoplasmakörpers und des Zellkerns. Sie dürfen daher keiner Zelle fehlen und finden namentlich da Verwendung, wo Protoplasma und Zellkern sich vermehren, also in den Bildungsgeweben der Triebe und Wurzeln und im Cambium. Die für die Zellkerne charakteristischen Nukleine sind organische Phosphorverbindungen. Ohne Phosphate tritt nach NOLL[1]) völliger Stillstand der Entwickelung ein. Das Leben dauert fort, aber die Teilungsgewebe ruhen vollständig. Bei Neuzufuhr von Phosphaten erfolgt dann reichliches Austreiben. Nach SCHIMPER[2]) wird wesentlich Kaliumphosphat, also eine bereits im Pflanzenkörper aus dem durch die Wurzeln aufgenommenen Calciumphosphat erzeugte Verbindung, an den angegebenen Orten unter Verbrauch des Phosphors zersetzt und immer wieder durch neu herzuströmendes Calciumphosphat regeneriert. Dabei entsteht von neuem Kaliumphosphat und das Calciumsalz einer organischen Säure. So erklärt sich das Auftreten der Kristalle von oxalsaurem Calcium in der Nähe der Vegetationspunkte und in den rindenwärts gebildeten Produkten des Cambiums. Der Fähigkeit, mit der Oxalsäure dieses nur unter besonderen Umständen in den Pflanzensäften lösliche Salz zu bilden, verdankt das Calcium einen grossen Teil seiner Bedeutung für die Pflanze. Die Oxalsäure ist ein starkes Gift für die Zellen, welches durch ihre Bindung an das Calcium unschädlich gemacht wird. In der That konnte SCHIMPER bei Pflanzen, welche ohne Calciumzufuhr erzogen wurden, wahre Vergiftungserscheinungen infolge der Anhäufung von Oxalsäure in ihren Zellen nachweisen. Dass die Oxalatkristalle als Schutzmittel gegen Tierfrass Verwendung finden können, wurde schon im ersten Abschnitt dieses Kapitels angegeben. Namentlich wo sie in Nadelform auftreten, thun sie gegen die Schnecken

[1]) Botan. Centralblatt 1895. III. 184.

[2]) Zur Frage der Assimilation der Mineralsalze durch die grüne Pflanze. Flora 1890.

ausgezeichnete Dienste, indem sie sich in die zarten Mundteile des beissenden Tieres einbohren.[1]) Solche Nadeln bleiben denn auch, wenn sie einmal gebildet sind, an ihrem Entstehungsorte liegen und nehmen am Stoffwechsel fürderhin keinen Teil. Auch das in den Membranen der grünen Blattzellen der Abietineen, mit Ausnahme der Lärchen und der zwei- und dreinadeligen Kiefern, vorhandene Calciumoxalat[2]) spielt wohl eine derartige Rolle. In anderen Fällen kann das Calciumoxalat wieder gelöst und dem Calcium eine neue chemische Aufgabe zugewiesen werden. So gehen z. B. nach G. Kraus[3]) von dem anfangs April in der Rinde der Apfelbaumtriebe lagernden Calciumoxalat bis anfangs Mai 50 % wieder in Lösung (vgl. p. 187).

Schwerer verständlich als die Rolle des Calciums ist die des Kaliums und des Magnesiums. Diese Metalle finden sich in den Bildungsgeweben, den grünen Blattzellen und den Siebröhren sehr reichlich, während an denselben Stellen Calcium nicht oder nur in ganz geringen Mengen nachweisbar ist. Sie scheinen bei der Bildung der Eiweissstoffe beteiligt zu sein, speziell Magnesium tritt als Bestandteil der Proteinkörner auf; jedenfalls weiss man soviel, dass sie, wie Schimper sich ausdrückt, an den Vorgängen bei Anlage und Entwickelung der Organe derart teilnehmen, dass ein Mangel an jenen Metallen eine schwächere Ausbildung der Organe und endlich den Tod zur Folge hat. Bei kalifrei erzogenen Pflanzen tritt Abnahme der Blattgrösse und der Dicke der Stengel ein und schliesslich hört auch die Assimilation auf. Magnesium spielt vielleicht ähnlich dem Kalium eine Rolle bei der Ueberführung des Phosphors in organische Verbindungen innerhalb der Bildungsgewebe, da Magnesiumphosphat leichter zerlegbar ist als Calciumphosphat.[4])

Von den anscheinend nicht unentbehrlichen, aber ebenfalls allgemein verbreiteten mineralischen Nährstoffen seien noch Chlor und Kieselsäure genannt. Von dem ersteren wird angenommen, dass es den Transport der Kohlehydrate in der Pflanze begünstigt, während die Kieselsäure keine nachweisliche chemische Rolle spielt. Sie reiht sich in ihrer Bedeutung dem als Schutzmittel gegen Beschädigung durch Tiere wirkenden Calciumoxalat an. In dieser Eigenschaft findet sie sich zum Beispiel in den äussersten Schichten der Buchenrinde, die sie „oft förmlich mit einem Panzer überzieht“,[5]) und in den Blättern der Weissbuche, in welchen Ramann und Will[6]) über 60 % der ganzen vom Baume aufgenommenen Kieselsäure fanden, obgleich die Substanz jener Blätter noch nicht drei Prozent des ganzen Baumes ausmachte.

8. Die Stickstoffversorgung der Waldbäume.

In den bisherigen Abschnitten wurde des Stickstoffs nicht gedacht, weil dieses Element den übrigen Nährstoffen gegenüber eine besondere Stellung einnimmt. Als nie fehlender Bestandteil der Eiweissstoffe, die im Mittel etwa 16 % Stickstoff enthalten, gehört er zu den unbedingt not-

[1]) Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena.
[2]) Wilhelm, Tagebl. der 1894 er Naturforschervers.
[3]) Ueber das Calciumoxalat der Baumrinden. Halle 1891. Bokorny, Bot. Centralbl. 1895. II.
[4]) Löw, Flora 1892. Von demselben auch eine interessante Hypothese über eine Verwendung des Calciums bei dem Aufbau der Chlorophyllkörner und des Zellkerns. Botan. Centralblatt 1895. III.
[5]) Ramann, Forstliche Bodenkunde und Standortslehre. 1893. 315.
[6]) Ztschr. f. Forst- und Jagdwesen XV. 244.

wendigen Nährsubstanzen. Wir wissen aber noch nicht mit voller Sicherheit, aus welcher Quelle gerade unsere Bäume ihren Stickstoffbedarf decken. Wir kennen keine stickstoffhaltigen Mineralien, die so verbreitet vorkämen, dass wir sie als Stickstoffquellen der Bäume ansprechen könnten. Es bleiben daher als Stickstoffquellen die dem Erdboden mit dem Regen zugeführten sowie durch Bodenbakterien aus der Atmosphäre absorbierten und die bei der Fäulnis stickstoffhaltiger tierischer oder pflanzlicher Abfälle entstehenden Stickstoffverbindungen und der freie Stickstoff der Atmosphäre. Als beste Stickstoffquelle für die grüne Vegetation werden in der Regel die salpetersauren Salze angegeben. Für die Waldbäume aber scheinen diese wenigstens nicht allgemein in Betracht zu kommen, da, wie EBERMAYER,[1]) freilich im Widerspruch mit anderen Angaben,[2]) mitteilt, in den verschiedensten Wald- und Moorböden salpetersaure Salze nicht oder nur in Spuren vorhanden sind. Auch im Inneren der Baumstämme wird der Stickstoff nur dann in Form von Salpetersäure gefunden, wenn sie auf nitrathaltigem Boden, z. B. auf Ackerland, gewachsen sind. Unter den Stickstoffverbindungen, welche dem Boden durch die atmosphärischen Niederschläge zugeführt werden, befindet sich auch etwas Salpetersäure, aber 2- bis 5mal so viel Ammoniak; und die ganze auf diese Weise, durch Schnee und Regen, dem Boden pro Jahr und Hektar zugeführte Menge gebundenen Stickstoffs beträgt nach RAMANN im Mittel 10 kg (2,5—24 kg), nach FRANK[3]) bei 72 ccm Regenmenge pro Jahr und Hektar sogar durchschnittlich nur 2,70 kg. Dies ist aber viel zu wenig, um den Bedarf der Bäume zu decken, denn diese sammeln in ihrer Substanz viel grössere Stickstoffmengen auf. So erzeugt nach EBERMAYER bei mittlerer Produktion pro Jahr und Hektar

ein	Buchenwald	ca. 51	kg Stickstoff,
„	Weisstannenwald	ca. 41	„ „
„	Fichtenwald	ca. 38	„ „
„	Kiefernwald	ca. 34	„ „

Nach EBERMAYER bieten sich den Baumwurzeln als Stickstoffquellen also nur die Ammoniaksalze und die stickstoffhaltigen organischen Verbindungen dar, die bei der Verwesung gebildet werden. Thatsächlich sah er in den bayrischen Alpen Fichten und Tannen ihre Wurzeln einzig und allein in dem bis einen Meter mächtigen Humus ausbreiten und sich sehr kräftig entwickeln, und entnimmt daraus, dass der schwarze Waldhumus diesen Bäumen den Stickstoff samt aller sonstigen mineralischen Nahrung gespendet habe. Erwägt man nun, dass die Stickstoffverbindungen des Humus selbst wieder von den Bäumen abstammen, deren Verwesungsprodukt der Humus eben ist, so drängt sich nach allem Obigen die Vermutung auf, dass ihr Stickstoff in letzter Linie der Atmosphäre entstamme. „Mit demselben Rechte," sagt FRANK,[4]) „mit welchem wir die Bereicherung des Bodens an Humuskohlenstoff durch die Vegetation als einen Beweis für die Erwerbung von Kohlenstoff durch diese Pflanzen aus der Luft betrachten, haben wir auch in der Vermehrung des Humusstickstoffs im Vegetationsboden, welche neben und trotz der mächtigen Stickstoffproduktion der Pflanzen selbst noch stattfindet, einen Beweis für die atmosphärische Herkunft eines grossen Teiles des Pflanzenstickstoffs zu erkennen."

Bestimmt nachgewiesen ist die Fähigkeit, den freien Stickstoff der

[1]) Berichte d. deutschen bot. Ges. Bd. VI. 1888.
[2]) FRANK, Berichte d. deutschen bot. Ges. 1888. 265 Anmerkung.
[3]) Botan. Ztg. 1893.
[4]) Botan. Ztg. 1893. 150.

Atmosphäre zu verarbeiten, unter den Bäumen am besten für die wilde Akazie (*Robinia*),[1] dann auch für die Oelweide (*Elaeagnus*), sowie Weiss- und Schwarzerle.[1] In einen vollständig stickstofffreien Quarzsand ausgesät, vermehrten vier Samen der Robinie, während aus ihnen sich Keimlinge entwickelten, vom 1. Mai bis 10. September ihren anfänglichen Stickstoffgehalt von 0,0024 g auf 0,092 g, also um mehr als das achtunddreissigfache. Die Robinie schliesst sich hierin den übrigen Leguminosen an, welche den Landwirten als Stickstoffsammler schon länger bekannt sind. Die Pflanzen dieser Ordnung und ebenso die Oelweiden und Erlen sind dadurch ausgezeichnet, dass ihre Wurzeln als ständige Gäste ganz andersartige Organismen beherbergen. Es sind dies bei den Robinien Bakterien, welche, durch Ausscheidungen der Wurzeln angelockt, aus dem Boden in die letzteren einwandern und die Bildung der keinem Schmetterlingsblütler fehlenden Wurzelknöllchen verursachen. Derartiger Knöllchenbakterien gibt es eine grosse Anzahl, welche weniger dem Ansehen als ihren Lebensgewohnheiten nach sich in verschiedene Rassen spalten. Sie sind es, welche die Leguminosen befähigen, so bedeutende Mengen atmosphärischen Stickstoffs aufzunehmen und jede Art dieser Pflanzenordnung scheint ihre besondere Bakterienrasse zu besitzen, die erst durch allmähliche Anpassung anderen Arten dienstbar gemacht werden kann. Leguminosen, denen die passenden Bakterien fehlen, bleiben in ihrer Entwickelung zurück. Zieht man z. B. Robinien in Erde, die keine Bakterien enthält oder nur solche welche den Knöllchen ihnen etwas ferner stehender Leguminosen entnommen sind, so gedeihen sie nur mässig, während sie unter dem Einflusse der echten Robiniabakterien sich üppig entwickeln. Die nach den Abbildungen der Arbeit von Nobbe etc. gezeichneten Figuren 76*a* u. *b* lassen erkennen, wie viel kleiner das Blatt einer mit Bakterien von der Erbse infizierten Robinie ist, als das einer mit Robiniabakterien besiedelten. Entsprechende Unterschiede zeigten die ganzen Pflanzen. Impfung mit Knöllchenbakterien steigerte das Trockengewicht ohne Bakterien erzogener Pflanzen um das 22fache, ihren Stickstoffgehalt um das 105fache und übte eine stärkere Wirkung aus als eine reichliche Düngung mit Ammoniak oder Salpetersäure.

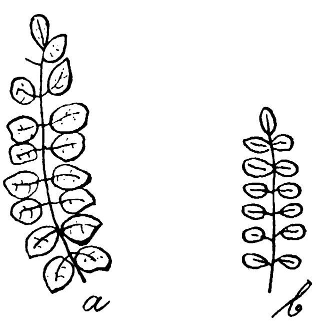


Fig. 76. *a* Blatt einer Robiniapflanze, welche mit Robiniabakterien infiziert im Topf gezogen wurde. *b* Blatt einer ebensolchen, aber mit Erbsenbakterien infizierten Pflanze. Aus Abbildungen der Pflanzen von Nobbe. Die ganzen Exemplare sind ebenso verschieden in der Grösse wie diese Blätter.

Die Art und Weise des Zusammenwirkens der Bakterien mit den Leguminosen ist noch nicht ganz klar gestellt. Die ersteren nehmen, für sich allein kultiviert, zwar atmosphärischen Stickstoff auf, aber nicht eben in bedeutenden Mengen. Frank[1]) ist daher der Meinung, dass sie weniger durch ihre eigene stickstoffsammelnde Kraft den Leguminosen dienen, als dadurch, dass sie eine in diesen Pflanzen schlummernde Fähigkeit der Stickstoffassimilation zu thätiger Entfaltung anregen. Ueberhaupt, meint Frank, hat

[1]) Nobbe, Schmid, Hiltner und Hotter, Landwirtschaftl. Versuchsstationen XXXIX, 327; Nobbe, Hiltner und Schmid ib. XLV 1894. p. 1; Frank, Ber. d. deutschen botan. Ges. Bd. 8. 1890. 331. Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 19. 1890. 523—640. ib. 1892. Nobbe und Hiltner, Landwirtschaftl. Versuchsstationen XLV. 155. (Hier unter anderem über Oelweide und Erlen.)

von einem gewissen Lebensalter ab jede Pflanze in höherem oder geringerem Grade das Vermögen, atmosphärischen Stickstoff zu verarbeiten, während in der Jugend den Nicht-Leguminosen wie den Leguminosen gebundener Stickstoff geboten werden muss. Die Leguminosen geniessen nur den Vorzug, vermöge ihrer Vereinigung mit den Bakterien schon in der Jugend den gebundenen Stickstoff entbehren und später besonders grosse Mengen freien Stickstoffs verwerten zu können. Ebenfalls eine Rolle als Stickstoffvermittler spielt nach HILTNER[1]) der die Wurzelknöllchen der Erle bewohnende Organismus. Er entfaltet seine Wirksamkeit namentlich dann, wenn durch den Bedarf der Pflanze der aufnehmbare Bodenstickstoff abzunehmen beginnt. Auch die Pilze, welche, wie in dem Kapitel über die Wurzeln näher ausgeführt wird, die jungen Würzelchen der Koniferen, Cupuliferen und einiger anderer Holzpflanzen bewohnen, besitzen nach FRANK[2]) eine Bedeutung für deren Stickstoffversorgung. Sie zersetzen, meint FRANK, wie andere organische Substanzen auch die Stickstoffverbindungen des Humus und der Waldstreu und machen sie dadurch den Bäumen leichter zugänglich.

Im Anschluss an vorstehendes seien hier noch als Organismen, welche zu der Stickstoffversorgung der Pflanzen in Beziehung stehen, die Salpeterbakterien kurz erwähnt. Sie besitzen die Fähigkeit, Ammoniaksalze in salpetersaure Verbindungen überzuführen und bilden auf diese Weise die wesentlichste Quelle der Salpetersäure für die Vegetation. Für die Waldbäume freilich würden sie, wenn sich EBERMAYERS Ansichten bestätigen, weniger Bedeutung besitzen, weil der Waldboden ihrer Entwickelung nicht günstig ist.

9. Einige Angaben über den Stickstoffgehalt der Waldbäume.

Nach EBERMAYER sind am stickstoffreichsten die Bildungsgewebe, die jungen Triebe und Blätter und die Samen. Die Trockensubstanz der Bucheln enthält z. B. 3,04 %, die der Kastanien 2,50 % Stickstoff. Junge Baumblätter enthalten im Frühjahr 4,0—4,6 %, die älteren Blätter 2—2,5 % Stickstoff. Das Stammholz ist stickstoffarm mit 0,17 % seines Trockengewichtes. Von abgefallenen Blättern enthielten in Prozenten der Trockensubstanz:

Buchenlaubstreu	1,34 %	Stickstoff.
Fichtenstreu	1,06 %	
Kiefernstreu	0,91 %	

Stickstoffgehalt getrockneter grüner Blätter Ende Juli:

Weisserle	2,84 %	Sommerlinde	2,21 %	Esche	1,77 %
Winterlinde	2,37 %	Akazie	2,00 %	Birke	1,75 %
Bergahorn	2,37 %	Sahlweide	1,97 %	Rotbuche	1,70 %
Hasel	2,32 %	Ulme	1,87 %	Aspe	1,61 %
Eiche	2,30 %	Vogelbeere	1,81 %	Schwarzerle	1,46 %
		Weissbuche	1,24 %		

[1]) Landwirtschaftl. Versuchsstationen. Bd. XLVI. 1895. 153.
[2]) Forstwissenschaftl. Centralblatt. XVI. 1894. 185.

Kapitel XIV.

Stoffwandelung und -wanderung im Baumkörper.

1. Der Baumstamm als Reservestoffbehälter.

Es ist eine im Pflanzenreiche allgemein verbreitete Erscheinung, dass Bildungsstoffe nicht direkt nach ihrer Entstehung zum Gebrauche gelangen. Wie in der menschlichen Oekonomie eine Wasserleitung das Quellwasser nicht direkt in die Wohnungen führt, sondern in ein Reservoir, aus welchem dann die Haushaltungen nach Bedarf schöpfen, so werden in der Pflanze die Kohlehydrate und Proteinstoffe vor dem Verbrauche aufgespeichert, um den letzteren von der augenblicklichen Ergiebigkeit des Assimilationsprozesses unabhängig zu machen. Solche Speicherung kann schon in den assimilierenden Zellen selbst stattfinden, wie das Auftreten der Stärke in den grünen Blatt- und Rindenzellen lehrt; sie geschieht ferner in der Nähe der Verbrauchsorte, so z. B. dicht unterhalb der Vegetationspunkte, und endlich in besonderen, diesem Zwecke speziell dienenden Reservestoffbehältern, zu welchen, wie zu Vorratskammern etwas knapp eingerichteter Wohnungen, sehr verschiedene Teile des ganzen Pflanzengebäudes benutzt werden. Die Knollen, Zwiebeln und Grundstöcke (*Rhizome*) pflegen solche Reservestoffbehälter zu sein. Bei den Bäumen können wohl alle lebenden Zellen an der Speicherung momentan im Ueberschuss gebildeter Stoffe sich beteiligen, als Ablagerungsstätten von Reservestoffen für etwas längere Zeit aber fungieren besonders die lebenden Elemente des Holzkörpers, Holzparenchym und Markstrahlen, sowie in gewissen Fällen das Mark. Das letztere ist, nach Alfred Fischer,[1]) bei der Mehrzahl der Laubhölzer stärkefrei, vermag aber z. B. bei Eichen, Platanen, Birken, Weissdorn, in vereinzelten Zellen oder Zellzügen auch bei der Linde, Stärke aufzuspeichern. So zeigt uns der Baumstamm als Reservestoffbehälter noch eine neue Seite seiner Bedeutung für das Leben der Pflanze, nachdem wir ihn früher als den Träger der Krone kennen lernten, welcher die Blätter dem Lichte entgegenhebt.

Besonders gut bekannt ist das Verhalten der stickstofffreien Reservestoffe im Baumstamme und seinen Verzweigungen. Untersuchen wir im Herbst, nachdem die Zuwachsthätigkeit zum Stillstand gelangt ist, z. B. einen Eschenzweig, so finden wir die Zellen der Rinde, mit Ausnahme der Siebröhren und ihrer Geleitzellen, die Markstrahlen und das Holzparenchym dicht mit Stärke erfüllt, dem Ueberschuss der von den Blättern produzierten Kohlehydrate über den Bedarf des Sommers. Aehnlich verhält es sich mit anderen Bäumen. Von der Zeit des Blattfalls bis Ende Oktober oder Anfang November pflegen die genannten Gewebe reich an Reservestärke zu sein. Bei einer Anzahl von Bäumen bleibt diese Stärke, soweit sie sich im Holzkörper befindet, den Winter über unverändert liegen, so bei den meisten, namentlich den hartholzigen Laubbäumen (Quercus, Corylus, Ulmus, Platanus, Acer, Prunus, Fraxinus u. a.). In den Zellen der Rinde aber zeigt es sich, dass der Winter nicht eine Zeit absoluter Ruhe für den Stoffwechsel bedeutet. Die Stärke der Rinde wird bereits im Spätherbst wieder aufgelöst,

[1]) Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik. XXII. 1890.

indem sie sich in Zucker und vielleicht noch andere nicht näher bekannte Stoffe verwandelt und anscheinend zum Teil in das Holz überwandert. Bei anderen, besonders bei weichholzigen Bäumen wie Kiefer, Linde und Birke, wird sogar die ganze im Stamme angesammelte Stärke von solchen Umwandlungen erfasst, welche aber hier hauptsächlich zur Bildung von Fett führen. A. Fischer, dem wir die nähere Kenntnis dieser Prozesse verdanken, nennt daher diese Bäume Fettbäume, während er die erstgenannten, bei denen wenigstens im Holze die Stärke den Winter über erhalten bleibt, als Stärkebäume bezeichnet. Interessant ist, dass die erwähnten Umwandlungen durch Erhöhung der Temperatur wieder rückgängig gemacht werden können. Bringt man zur Zeit ihrer Vollendung, d. h. in den Monaten Dezember, Januar, Februar, Aeste, Rindenstücke oder selbst mikroskopische Schnitte ins Zimmer, so kann man um so schneller, je höher die Temperatur ist, bei 20° C. schon nach zwei Stunden, die Stärke wieder auftreten sehen. Trotzdem ist nach Fischer die Stärkeverwandlung im Herbst nicht allein durch die immer mehr herabgehende Temperatur veranlasst, sondern sie beruht, wie das Aufhören der Cambiumthätigkeit, auf einer erblichen Periodizität der Lebenserscheinungen. Der Vorteil, welchen die winterliche Umwandlung der Stärke in Zucker oder Oel den Zellen bringt, ist in einer Erhöhung ihrer Widerstandsfähigkeit gegen die Kälte zu suchen. Der gesteigerte Zuckergehalt des Zellsaftes erschwert die Bildung von Eis, wie auch Wasser in Berührung mit Oel tief unter den Nullpunkt des Thermometers abgekühlt werden kann, ohne zu erstarren.[1])

Mit den angegebenen Wandlungen der Stärke ist übrigens die stille winterliche Thätigkeit im Baume noch nicht erschöpft. Ebenfalls auf Grund innerer Periodizität in Verbindung mit der nun steigenden Temperatur beginnt anfangs März die Stärke ganz oder zum Teil wieder regeneriert zu werden, so dass sie im April sich fast wieder in denselben Mengen im Baume vorfindet, wie im Oktober vor ihrem Verschwinden. Mit dem Austreiben der Knospen im Mai beginnt dann der Verbrauch der Reservestärke, so dass Mitte bis Ende dieses Monats ihre Menge sich wieder verringert hat. Dann aber fängt die Zufuhr der neugebildeten Assimilate aus den Blättern an und von da ab steigt der Stärkegehalt des Baumes wieder, bis er im Oktober zur Zeit des Laubfalls sein herbstliches Maximum erreicht. Dass auch in den Knospen während des Winters Stärkewandlungen stattfinden, wurde schon in dem Abschnitt über deren Austreiben erwähnt.

Ueber den zeitlichen Verlauf der Ansammlung und die Art der Verwendung der Reservestärke geben einigen Aufschluss Beobachtungen, welche Lutz an entlaubten Rotbuchen und Kiefern anstellte. Mitte März, am 20. Mai, am 15. Juni, am 1. und 15. Juli entknospte resp. entlaubte sechs- bis achtjährige Buchen liessen zahlreiche Ersatzknospen austreiben, welche nach ihrer Entfernung immer wieder durch neue ergänzt wurden. Der im März entlaubte Baum erfuhr dabei keinen Dickenzuwachs, blieb aber gesund und besass im Herbst noch Reservestärke. In dem am 20. Mai entblätterten Exemplar fand etwas Zuwachs statt; im Herbst aber waren seine Zweige im Absterben begriffen und gänzlich frei von Stärke, die nur in den ersten fünf Jahresringen unmittelbar über dem Wurzelhals auftrat. Auch bei Entlaubung am 15. Juni war im Herbst die Stärke des Stämmchens bis auf geringe Reste aufgezehrt, indessen ein Zuwachs von 25—50% des vorjährigen Ringes gebildet worden. Entblätterung im Juli endlich und später hatte Vollendung

[1]) Lindforss, Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. Botan. Centralblatt. 1896. IV. 33.

des Jahresrings und Ablagerung grösserer Stärkemengen zugelassen. Man sieht, dass alle Versuchsbäume ihre Reservestoffe auf die Bildung von Ersatzknospen verwendeten und Holzzuwachs nur nach Massgabe der längeren oder kürzeren Laubthätigkeit bildeten, d. h. dem Cambium nur die neuerzeugten Assimilate zukommen liessen. Anders gestaltete sich die Sache in Versuchen R. Hartigs.[1]) Hartig hatte alte, meist über 100 Jahre alte, Rotbuchen vollständig geköpft, infolge wovon gar keine Ausschläge bei ihnen auftraten. Bei diesen Bäumen entwickelte sich im ersten Jahre ein normaler, wenn auch schwacher Ring auf Kosten der Reservestoffe des Holzkörpers, im zweiten fand kein Zuwachs mehr statt. Diese Stoffe können demnach sowohl zur Bildung von Ersatztrieben als für das Dickenwachstum benutzt werden; doch scheint die erstgenannte Verwendung den Vorzug zu besitzen. Bei entknospten und entnadelten Kiefern überwog, nach Lutz, die Verwendung zum Dickenwachstum, da diese Bäume Ersatzknospen nur in bescheidenem Masse entwickeln. Im April entästete und entgipfelte 110jährige Weisstannen, 95 jährige Kiefern und 120 jährige Fichten endlich ergaben nach Fällung im Oktober, dass 0,36 (Tanne); 0,25 (Kiefer) und 0,12 (Fichte) der vorjährigen Ringbreite ohne Mitwirkung neuer Assimilate, nur auf Kosten der Reservestoffe entstanden waren.[2])

Zu beachten ist übrigens, dass in den eben citierten Versuchen abnorme Verhältnisse vorliegen. Unter normalen Umständen werden nach R. Hartigs[1]) Untersuchungen an der Rotbuche und Eiche die im Splint älterer Baumteile abgelagerten Reservestoffe weder für die Neubildung der Triebe und Blätter noch für das Dickenwachstum in grösserem Umfang in Anspruch genommen, sondern vorzugsweise für die Samenbildung aufgehäuft. Hartig sagt mit Bezug auf die Rotbuche:[3]) „Vor einem Samenjahre sind die äusseren Ringe und zwar bei älteren Bäumen 20 Ringe so voll Stärke, dass alle Parenchymzellen damit angefüllt sind. Die inneren, 20—50 Jahre alten Ringe enthalten nur die Hälfte oder noch weniger Stärkemehl. Die Reservestärke des Baumes löst sich in Jahren ohne Samenproduktion nicht auf, sondern bleibt unverändert im Ruhezustand und nur die beiden letzten an den Cambiummantel grenzenden Ringe zeigen von Mitte Juni an eine Verminderung der Stärke bis auf die Hälfte oder noch weniger des Vollgehaltes. Im Oktober füllen sich diese sowie der neu entstandene Ring wieder mit Stärkemehl an.“

Nach einem Samenjahr gefällte Buchen enthielten im Holzkörper nur noch Spuren von Stärkemehl. Sie hatten ihre seit etwa 8 Jahren angesammelten Vorräte zur Samenerzeugung verwendet. Auch fast aller Stickstoff war aus Holz und Rinde der Samenbuche verschwunden. Die Wiederkehr der Samenjahre hängt danach, meint Hartig, von der Zeit ab, welche der Baum zur Wiederanfüllung seiner Reservestoffbehälter braucht. Bei Rüstern und Obstbäumen ist dazu ein Ruhejahr nötig, andere Holzarten bedürfen deren drei, fünf und selbst zehn Jahre je nach ihren individuellen Anlagen und der Gunst oder Ungunst der Witterung bezüglich ihrer Assimilationsthätigkeit. Nach einer Zusammenstellung Tubeufs[4]) kehren bei Pappeln, Weiden, Robinien, Birken, Erlen, Hainbuchen, Ahorn, Linden, Eschen, Lärchen, Tannen fast alljährlich (alle 1—2 Jahre) Samenjahre wieder; bei der Edelkastanie, Hasel, Ulme wie bei den meisten Obstbäumen alle 2—3 Jahre;

[1]) Holz der Rotbuche. 1888.
[2]) Holz der deutschen Nadelwaldbäume. 1885.
[3]) Lehrbuch der Anatomie und Physiologie etc. p. 252.
[4]) Samen, Früchte und Keimlinge der etc. forstlichen Kulturpflanzen. Berlin 1891.

bei Kiefer und Eiche alle 3—5 Jahre; bei der Fichte alle 5—7 Jahre. Für die Buche notiert TUBEUF alle 3—4 Jahre einen unvollständigen, alle 10—15 Jahre einen vollen Samenertrag.

2. Der aufsteigende und absteigende Saftstrom.

Es ist noch nicht lange her, dass unsere Kenntnisse über die Stoffwanderungen im Baumkörper sich auf den freilich sehr einfachen Satz beschränkten, dass ein aufsteigender Saftstrom von den Wurzeln durch den Holzkörper zu den Blättern sich bewege und von hier aus ein zweiter Strom in den Stamm und zu den Wurzeln abwärts steige. Der aufsteigende Saftstrom sollte die rohe, aus dem Boden stammende Nahrung zu den Blättern befördern, welche sie chemisch zu bearbeiten und zum eigentlichen Bildungssaft zu gestalten hätten, der dann an geeigneten Stellen zur Erzeugung neuer Organe oder zur weiteren Ausbildung schon vorhandener Verwendung finde. Manches an dieser Anschauung ist heute noch richtig; anderes aber durch eingehendere Forschungen korrigiert oder widerlegt worden.

Zu dem Richtigen gehört die Thatsache, dass ein aufsteigender Wasserstrom im Holze sich zu den Blättern bewegt, und auch das muss zugegeben werden, dass dieser Strom einen grossen Teil der mineralischen Nahrung enthält. Es folgt dies aus oft wiederholten Ringelungsversuchen, welche nie etwas anderes ergaben, als dass über der Ringelungsstelle eines Astes oder Stammes alle Lebenserscheinungen, Triebbildung und Dickenwachstum, sich in derselben Weise abspielten wie vor der Ringelung, solange nur die Wurzeln normal funktionierten. Unnötig aber und auch nicht anzunehmen ist dass die gesamte mineralische Nahrung erst in die Blätter gelangen müsse, um Verwendung beim Aufbau neuer Pflanzensubstanz finden zu können. Wir wissen bereits, dass ein Teil der Mineralstoffe bei der Neubildung von Protoplasma verbraucht wird. Da diese an den Vegetationspunkten und im Cambium geschieht, so liegt kein Grund vor, anzunehmen, dass an diesen Stellen nicht eine direkte Verwendung im Wasserstrom enthaltener Stoffe stattfinde, ohne dass diese je in die Blätter gelangt sind. Besonders gilt dies für die Phosphorsäure, welche als solche an der Bildung der Zellkernsubstanzen (*Nucleine*) sich beteiligt. Die Sulfate und Nitrate allerdings und auch ein Teil der Phosphate werden, nach SCHIMPER, in den grünen Blattzellen in organische Verbindungen übergeführt und wandern als solche wieder in die Zweige zurück, und für diesen Fall kann man sagen, dass Rohsaft in den Blättern verdaut und in Bildungssaft umgewandelt wird. Indessen werden, nach MÜLLER-THURGAU (s. p. 247), aus dem Boden stammende Stickstoffverbindungen auch in den Wurzeln schon verarbeitet und, was über die Verarbeitung von Mineralstoffen in grünen Zellen bekannt ist, gilt ausser für die Blattzellen auch für die grünen Rindenzellen, so dass auch diese Anforderungen an den aufsteigenden Strom stellen, ehe er in den Blättern angelangt ist. Mit dem Gesagten stehen die physikalischen Bedingungen der Stoffentnahme aus den Wasserbahnen im besten Einklang. Gleich den Blattzellen vermag eine jede lebende Zelle mit den ihr angrenzenden Gefässen oder Tracheiden in osmotischen Austausch zu treten. Sie kann ihnen einseitig ganz nach Bedürfnis beliebige Stoffe entnehmen oder auch solche in sie hinein gelangen lassen. Ein Wasseraustausch braucht dabei zwischen Zelle und Gefäss oder Tracheide nicht stattzufinden. Wenn nur die zwischen den beiderlei Gebilden befindliche Membran durchfeuchtet

ist, so kann sie von den verschiedensten Substanzen passiert werden, ohne dass Wasserteilchen mit herüber oder hinüber wandern. Ein Uebertritt von Stoffen aus Zellen in die Wasserbahn findet nach A. FISCHER namentlich im Frühjahr statt. In dieser Jahreszeit wird ein Teil der im Mark, den Markstrahlen und dem Holzparenchym aufgespeicherten Kohlehydrate, wohl auch ein Teil der Rindenstärke, gelöst und wandert mit dem Wasserstrom empor, um in den austreibenden Knospen Verwendung zu finden. Auch dies verbietet, den aufsteigenden Strom als „rohen Nahrungssaft" zu bezeichnen, denn gerade die Kohlehydrate stellen die grösste Menge der Bau- oder Bildungsstoffe dar. Am besten entspricht es vielleicht den thatsächlichen Verhältnissen, wenn man sich die ganze Wasserbahn als ein mit mineralischen Nährstoffen und organischen Substanzen in sehr verdünnter wässeriger Lösung angefülltes Reservoir vorstellt, mit welchem seiner ganzen Länge nach lebende Zellen im Stoffaustausch stehen, ihm Substanzen entnehmend und zuführend und sich aus ihm mit Wasser versorgend. Der Wasserentzug ist am grössten in den Blättern und wir haben gesehen, wie die hier stattfindende Verdunstung den Inhalt des ganzen Reservoirs in strömende Bewegung setzt.

Auch die älteren Vorstellungen von dem absteigenden Saftstrom leiden an Unklarheiten. Die aus den Blättern in den Stamm hinein und im Stamme weiter wandernden Stoffe sind nicht der umgewandelte Rohsaft des aufsteigenden Stromes, sondern eben andere spezifische Produkte der Blätter, Eiweissstoffe und Kohlehydrate, zu deren Herstellung und eventuellen Ueberführung in wanderungsfähige Formen von der Wurzel zu beschaffende Mineralstoffe allerdings notwendig sind. Die Wanderung dieser Erzeugnisse der Blätter geschieht in der Rinde, wie wiederum die Ringelungsversuche beweisen. Unterhalb einer Ringelstelle hört jedes Dickenwachstum auf, weil die dazu notwendigen Kohlehydrate und Proteinstoffe die rindenlose Stelle nicht zu passieren vermögen. Die Wege der Stoffwanderung in der Rinde sind ausschliesslich lebende Zellen, deren Stoffwechsel fortwährende osmotische Vorgänge zwischen ihnen rege erhält. Gefässe und Tracheiden fehlen der Rinde. Sie repräsentieren Apparate für den raschen Wassertransport zu den verdunstenden Blättern, während die Wanderung der Kohlehydrate und Proteinstoffe einer besonderen Geschwindigkeit nicht bedarf. Jene lebenden Zellen sind vor allem die Siebröhren und die sie begleitenden, wie sie selbst etwas in die Länge gestreckten farblosen Zellen. Dazu kommen noch die ebenfalls längsgestreckten chlorophyllhaltigen Zellen, welche als „Leitscheide" die Blattnerven begleiten und auch in den Sprossrinden auftreten.[1]) In allen den genannten Zellen können die Bildungsstoffe auch zeitweise aufgespeichert werden, in den einen, der „Leitscheide" und einem Teile des Bastparenchyms, vorzugsweise die Kohlehydrate als Stärke, in den Siebröhren und ihren langgestreckten Begleitzellen besonders die Proteinstoffe. Die Hauptziele der Stoffbewegung in der Rinde sind die Wurzeln und das Cambium und dementsprechend geht ihre Richtung nicht nur abwärts, sondern auch horizontal nach dem Zentrum der Baumstämme hin. Die Wege dieser Querwanderung sind die Markstrahlen, die auch über das Cambium hinüber dem Holzparenchym die Bildungsstoffe zuführen, in welchem dieselben zur Unterhaltung der Atmung dienen oder als Reservematerial niedergelegt werden.

In früheren Kapiteln wurde bereits erwähnt, dass die Kohlehydrate,

[1]) CZAPEK, Zur Physiologie des Leptoms der Angiospermen. Ber. d. deutschen bot. Ges. XV. 1897.

um wandern zu können, in Zuckerarten übergeführt werden, welche sich in Wasser lösen und auf dem Wege der Diosmose Zellwände und Protoplasmakörper zu passieren im stande sind. Aehnliches gilt für die stickstoffhaltigen Bildungsstoffe. Die Proteinstoffe besitzen, obwohl sie zum Teil flüssig sind, nicht die Fähigkeit, zu diosmieren. Auch sie werden daher zum Zwecke der Wanderung umgewandelt und zwar, soweit man weiss, in Amide, krystallisierbare, in Wasser lösliche Stoffe, unter welchen das Asparagin weit verbreitet ist. Nur in den Siebröhren ist den Proteinstoffen Gelegenheit gegeben, sich als solche über weite Strecken hin zu bewegen, da deren Teile durch verhältnismässig weite Poren miteinander verbunden sind.

Kapitel XV.

Einiges über Blühen, Fruchten und Keimen der Bäume.

1. Orientierung.

Als Linné die Pflanzen in Kryptogamen und Phanerogamen einteilte, bewies er mehr wissenschaftlichen Sinn als diejenigen, welche jene Worte mit Blütenpflanzen und blütenlose Pflanzen übersetzten. Erst lange nach Linné freilich hat es sich herausgestellt, dass die Mehrzahl der Kryptogamen nicht blütenlos, sondern, wie der genaue Wortsinn angibt, verborgenblütig sind. Wir wissen jetzt nicht nur, dass die Algen, Moose und Farne Sexualorgane besitzen; wir kennen auch die wichtigsten Stationen des Weges, der von den unscheinbaren Blüten jener Pflanzen zu den Phanerogamenblüten hinüberführt.

Die Phanerogamenblüte pflegt man zu definieren als einen Spross, dessen Blätter eine besondere Ausbildung im Dienste der sexuellen Fortpflanzung erfahren haben. Am klarsten tritt dieser Charakter bei den Koniferen hervor. Die weiblichen Blüten, die Zapfen, der Fichte sind Sprosse mit schuppigen Blättern, und gleicherweise stellen ihre männlichen Kätzchen Sprosse dar, nur mit zarteren Blattgebilden, an welchen sich die Pollenbehälter entwickeln. Wie nahe stehen diesen Bildungen schon äusserlich die zapfenförmigen Sporensackträger der Schachtelhalme und der Bärlappgewächse (s. Fig. 77) und wirklich lehrt die eingehendere Untersuchung, dass die Sporenbehälter der letzteren einerseits, Samenanlagen und Pollensäcke der ersteren andererseits im Grunde dieselben Dinge sind. Die Unterschiede zwischen dem mit der sexuellen Fortpflanzung betrauten Apparat der höheren Kryptogamen und dem der Phanerogamen lassen sich als Anpassungen an das Leben auf trocknerem Boden und in trocknerer Luft auffassen, als zu der Zeit auf unserem Erdball vorhanden waren, während welcher üppig entwickelte Farne, Schachtelhalme und Bärlappgewächse die herrschenden Gestalten des Pflanzenreichs bildeten.

Bei Krypto- und Phanerogamen beginnt die Pflanze ihre selbständige

Existenz mit einer Wanderzeit, die ihr Gelegenheit gibt, von dem durch ihre Eltern okkupierten Standorte hinweg in ihrer Entwickelung günstigere Verhältnisse zu gelangen. Der Wanderungszustand der genannten Kryptogamen ist die Spore. Sie ist eine kleine, leichte Zelle und bekommt nur wenig Nährstoffkapital mit auf den Weg, so dass die Mutterpflanze tausende von Sporen erzeugen und dem Winde zur Ausstreuung überliefern kann. Dafür werden erst bei der Keimung der Spore nach beendeter Wanderung die Sexualorgane mit der Eizelle und den männlichen Befruchtungselementen erzeugt. Unter den denkbar einfachsten Verhältnissen in einem Wassertröpfchen auf feuchtem Boden findet die Befruchtung der Eizelle statt, die dann sofort zur neuen Pflanze heranwächst.



Fig. 77. *1* Ganze Pflanze des gemeinen Bärlapp (*Lycopodium clavatum*) mit den zapfenförmigen Trägern der Sporensäcke. Jedes Blatt dieser Träger führt an seinem Grunde einen Sporenbehälter (*2*), der bei der Reife, mit einem Querrisse aufspringend, die Sporen (*3*) entlässt. Die Zapfenblätter sind zu vergleichen den Schuppen der weiblichen oder den Staubblättern der männlichen Nadelholzblüten. B.L.

Im Phanerogamenreiche wird die Eizelle im Inneren der schützenden Gewebe der Mutterpflanze gebildet und auch nach der Befruchtung noch aufbewahrt, bis sie, bereits zum jungen Pflänzchen mit freilich noch unentfalteten Keimblättern und der ersten Wurzelanlage herangewachsen, in die

Samenschalen fest verpackt, sich auf die Wanderung begibt. Diesem schwerfälligen und darum mit mancherlei besonderen Verbreitungsapparaten verbundenen Wanderzustand der Phanerogamen ist in der Wissenschaft der Name Samen vorbehalten worden. Man stellt daher die Phanerogamen auch als Samenpflanzen den Kryptogamen oder Sporenpflanzen gegenüber und diese Ausdrücke treffen in der That das Wesen des Unterschiedes der beiden Pflanzengruppen besser als die früheren Bezeichnungen. Mancherlei Ueberbleibsel der ehemaligen kryptogamischen Einrichtungen finden sich bei den Phanerogamen, zumal bei den Nadelhölzern; da dieselben aber erst bei eindringendem Studium sich enthüllen und für das Verständniss des Lebens unserer Bäume nicht von wesentlicher Bedeutung sind, so gehe ich hier nicht darauf ein. In jedem Lehrbuch der Botanik finden diese Verhältnisse eine ausführliche Darstellung.

2. Die weiblichen Blüten oder Blütenteile.

Der Anfang der neuen Pflanze, die zu befruchtende Eizelle, ist bei den Phanerogamen eingeschlossen in die Samenanlage oder Samenknospe, einen überall ziemlich übereinstimmend gebauten Gewebekörper, aus welchem später das Samenkorn wird. Gewöhnlich stellen diese Samenknospen

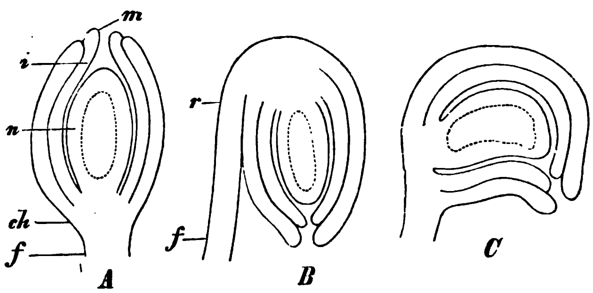


Fig. 78. Samenknospen. *f* Stiel, mit welchem die Samenknospe im Fruchtknoten befestigt ist. *ch* Basis der Samenknospe, *m* Gipfel derselben mit der von ihren Hüllen (*i*) gelassenen Lücke (Mikropyle). *n* centraler Kern der Samenknospe mit dem Embryosack (der Umriss des letzteren punktiert). *A* „Gerade“, *B* „umgewendete“, *C* „gekrümmte Samenknospe. B. L.

(s. Fig. 78) zur Zeit der Befruchtung rundliche, die Grösse eines Stecknadelkopfes kaum erreichende Gebilde dar, an welchen das Mikroskop folgende Teile unterscheiden lässt: einen centralen Kern und eine oder zwei über diesen sich emporwölbende Hüllen, welche gerade über seinem Scheitel eine Lücke frei lassen, die den Namen Mikropyle, die „kleine Oeffnung“, erhalten hat. Im Inneren des centralen Kerns macht sich ein grosser Hohlraum — eine Riesenzelle — bemerklich, der Embryosack, an dessen der Mikropyle zugekehrtem Ende die Eizelle sich findet. Liegt die Stelle, mit welcher die Samenanlage in der Blüte angeheftet ist, an ihrem der Mikropyle gerade entgegengesetzten Ende, so heisst die Samenanlage gerade oder aufrecht, wendet diese sich aber so, dass die Mikropyle neben jene Ansatzstelle zu liegen kommt, so wird sie umgekehrt oder umgewendet genannt.

Die weibliche Blüte des Taxus besteht aus einem ganz unscheinbaren schuppig beblätterten Sprösschen, auf dessen Gipfel eine einzige Samenanlage sitzt, die zur Hälfte über jene Blättchen herausragt. Bei unseren übrigen Koniferen finden sich die Samenanlagen am Grunde von Schuppen-

blättern, welche bei den Abietaceen (Fichten, Kiefern, Tannen, Lärchen etc.) spiralig, bei den Cupressaceen (Wachholder, Lebensbäume etc.) in Quirlen um die Blütenachse verteilt sind. Die weiblichen Blüten des gemeinen Wachholders weisen drei solcher Schuppen mit je einer aufrechten Samenanlage in der Achsel auf, die später fleischig werden und zu einem „Beerenzapfen“, der Wachholderbeere, miteinander verwachsen (s. Fig. 79). Bei Lebensbäumen und Cypressen ist die Anzahl der hinter den Schuppen verborgenen Samenanlagen grösser und die Blüten nehmen, indem ihre Schuppen lederig oder holzig werden, die Gestalt eines echten Zäpfchens an.

Die spiralig angeordneten Schuppen der Abietaceenzapfen bestehen bei der Tanne, Lärche und Fichte aus zwei übereinander liegenden Teilen, von welchen der obere an seiner Basis zwei umgewendete, mit der Mikropyle also abwärts, nach dem Zapfenansatz hin gekehrte Samenanlagen trägt (s. Fig. 80). Diese beiden umgewendeten Samenanlagen sind für alle Abietaceen charakteristisch, auch wo, wie bei den Kiefern, die Schuppen einfach erscheinen. Der samentragende Schuppenteil der vorgenannten Gattungen heisst Fruchtschuppe oder Samenschuppe, der andere Deckschuppe.

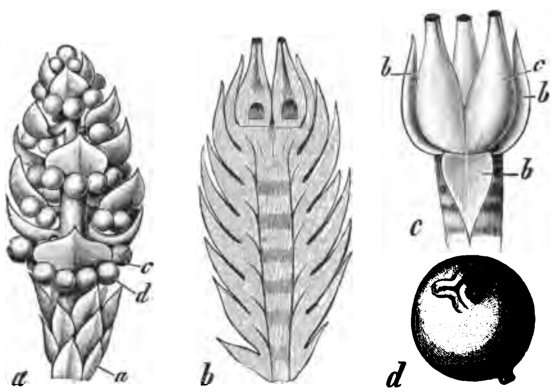


Fig. 79. *a* männliche Blüte des Wachholders. Jedes Staubblatt *c* trägt an seiner Unterseite mehrere Pollensäcke *d*. *b* mit einer weiblichen Blüte endigender Zweig derselben Pflanze. *c* weibliche Blüte mit den drei Samenknospen mehr vergrössert. Die eine Fruchtschuppe zurückgeschlagen. Der Tragzweig entblättert. *d* Wachholderbeere. Am Gipfel freie Reste der drei Fruchtschuppen. B. L.

Letztere ragt bei den Tannen und Lärchen, auch den Douglastannen, über die Samenschuppe hervor, während sie bei den Fichten kurz und unscheinbar bleibt.

In den Blüten der Laubhölzer ist die Sprossnatur durch die starke Verkürzung und Verbreiterung der Blütenachse verwischt. Dazu kommt, dass die Fruchtblätter d. h. die Blätter, an welchen oder in deren Achseln die Samenanlagen sitzen, zu einem geschlossenen Samenbehälter, dem Fruchtknoten, sich vereinigen, ja oft auch die Blütenachse selbst an der Bildung eines solchen Behälters teilnimmt. Dies letztere ist namentlich der Fall bei unterständigen Fruchtknoten, welche wir unter den Waldbäumen bei den Sorbusarten, den Buchen, Eichen, Hainbuchen, Birken, Erlen und Haseln vorfinden.

Die sechs letztgenannten Gattungen gehören drei Familien an, welche unter dem Namen Querciforen, Eichenblütige, eine der untersten Stufen des Systems der Dicotyledonen einnehmen. Ihre weiblichen Blüten bestehen

nur aus je einem Fruchtknoten, der bei einigen (z. B. Hainbuche, Rotbuche, s. Figg. 81 u. 82) an seinem oberen Ende einen Kranz unscheinbarer Schüppchen als Andeutung einer Blütenhülle trägt. Genau genommen sind zur Blütezeit sogar nur die Narben vorhanden, da die Fruchtknotenhöhlung und die Samenanlagen sich, ausser bei der Rotbuche und Edelkastanie, erst nach der Bestäubung zu entwickeln pflegen. Die Narben sind bei der Eiche drei breite Lappen, bei den übrigen je zwei bis drei (Rotbuche), bei der Kastanie vier bis sechs lange, meist behaarte Fäden, welche zum Auffangen des vom Winde herbeigewehten Pollens sehr geschickt erscheinen und ihrer roten Farbe wegen schon durch die Strahlen der ersten Frühlingssonne

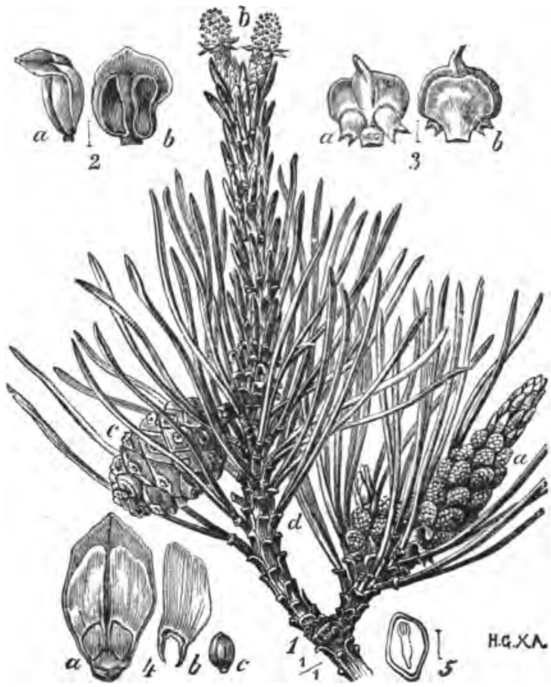


Fig. 80. *Pinus silvestris. 1* Dreijähriger Zweig. Der diesjährige gipfelständige Langtrieb trägt unterhalb der Endknospe zwei weibliche Blüten (*b*) mit beschuppten Stielen. An einer entsprechenden Stelle des vorjährigen Langtriebs ein Zapfen (*c*), der im Vorjahr bestäubt wurde und im Oktober des laufenden Jahres zur Reife gelangt. Erst im Frühling des nächsten (dritten) Jahres würde er sich öffnen, um im Juni die Mehrzahl seiner Samen abfliegen zu lassen. *a* diesjähriger gipfelständiger Langtrieb mit männlichen Blüten in den Achseln seiner unteren Schuppenblätter. *2* Staubgefässe von der Seite (*a*) und von unten (*b*). Es sind zwei mit Längsrissen aufspringende Pollensäcke vorhanden. *3* Fruchtschuppe mit den beiden Samenanlagen von unten (*a*) und von oben (*b*). In der Mitte der Kiel (vgl. Fig. 92). *4* Fruchtschuppe mit den reifen geflügelten Samen (*a*), *b* der den Samen *c* zangenförmig umfassende Flügel. *5* Durchschnitt des Samens mit dem vielkeimblättrigen Embryo inmitten des Nährgewebes. B.L.

stark erwärmt werden. Die Bedeutung dieses letzteren Umstandes wird weiter unten klar. Nach Nawaschins Untersuchungen an der Birke und Erle sind diese Narben das Einzige, was aus eigentlichen Fruchtblattanlagen sich entwickelt. Der übrige Fruchtknoten verdankt einem späteren Wachstum der unter ihnen gelegenen Blütenachse seine Entstehung. Er ist bei den Birken (Fig. 84), Erlen (Fig. 83) Hainbuchen und Haseln zweifächerig

und enthält in jedem Fache eine bis zwei Samenanlagen, bei den Rotbuchen und Eichen dreifächerig mit sechs, bei der Kastanie vier- bis sechsfächerig mit acht bis zwölf Samenanlagen. In allen Fällen aber kommt von diesen Samenanlagen nur eine einzige in jeder Blüte zur weiteren Entwickelung. Sie erfüllt zuletzt den ganzen Fruchtknoten, so dass die Früchte aller der genannten Bäume einsamige Nüsse sind.

Auffallender als die Blüten selbst sind die Deck- oder Hüllorgane, welche sie einschliessen und zum Schutze der jugendlichen, bei der Hainbuche auch als Verbreitungsmittel der reifen Frucht zu dienen haben. In den kätzchenförmigen Blütenständen der Erlen und Birken sind dies mehr oder weniger holzige, bei der Erle fünflappige und bleibende, bei der Birke dreilappige, zur Zeit der Fruchtreife abfallende Schuppen. Sie verleihen den Kätzchen dieser Bäume das Aussehen von kleinen Koniferenzapfen, nur



Fig. 81. Hainbuche. Sowohl die männlichen als die weiblichen Blütenstände gehen aus Knospen am vorjährigen Trieb hervor. Beide sind Kätzchen. Das weibliche Kätzchen bildet das Ende eines diesjährigen Gipfelsprosses, der weiter unten auch Laubblätter trägt. Das männliche Kätzchen entspringt einer Seitenknospe (*1*). *2* zeigt eine männliche Blüte vergrössert. Sie besteht aus einer Schuppe, welcher die zweispaltigen beschopften Staubblätter (*3*) aufgewachsen sind. *4* Zwei weibliche Blüten, jede nur aus einem Fruchtknoten mit 2 langen Narben bestehend und von einer besonderen Hülle umgeben, in der Achsel einer Kätzchenschuppe. *6* reife Frucht mit jener Hülle, die zu der dreilappigen Schuppe herangewachsen ist, und den oberständigen Perigonzähnchen. B. L. *5* ist zu streichen.

dass bei diesen jede Schuppe die Samenanlagen trägt, während bei der Erle jedesmal zwei, bei der Birke drei vollständige Fruchtknoten in den Schuppenachseln sich finden.

Die Blüten der Hasel und Hainbuche sitzen zu je zweien in den

Achseln unscheinbarer, hinfälliger Blättchen. Der Schutz der jugendlichen Früchte wird hier von besonderen Hüllen übernommen, welche vom Grunde eines jeden Fruchtknotens aus sich entwickeln und bei der Hasel zu den bekannten zerschlitzten Säcken (Fig. 85), bei der Hainbuche zu dreilappigen Flügeln werden. Bei Eiche, Rotbuche und Edelkastanie endlich entstehen die Hüllorgane durch Wucherung einer mit vielen kleinen, schuppen- oder haarartigen Auswüchsen besetzten Partie der blütentragenden Achse, um schliesslich als Napf je eine Eichel, als vierklappiger Becher je zwei Bucheln, als ebenfalls vierklappige stachelichte Kapsel meist drei Kastanien einzuschliessen.

Die Sorbusarten, unter welchen wenigstens die Elsbeere, *Sorbus torminalis* (*Torminaria Clusii* (Röm.) Köhne), als Baum unserer Wälder anzusehen ist, gehören mit den Apfel- und Birnbäumen zu der systematisch hoch-



Fig. 82. Rotbuche. Die weiblichen und männlichen Blütenstände entwickeln sich an einem diesjährigen Spross. Die weiblichen sind zweiblütige von einer vierteiligen Hülle (Cupula) umgebene endständige Köpfchen. Die männlichen sind mehrblütige, langgestielte, aus Blattachseln entspringende Köpfchen ohne Cupula. *2* eine männliche Blüte mit becherförmigem Perigon. *3* weibliches Köpfchen. *4* Querschnitt der beiden Früchte, die, wie *5* zeigt, in jeder Cupula sitzen. *6* Frucht (Buchecker). B. L.

stehenden Familie der Pomaceen. An der Bildung ihrer unterständigen Fruchtknoten ist eine becherförmige Aushöhlung der Blütenachse beteiligt, welche sich nur mehr oder weniger unvollkommen in Fruchtblätter ausgliedert. Bei der Elsbeere und ihren nächsten Verwandten finden sich nach Köhnes Diagnose deren zwei bis fünf, die seitlich nicht von einander getrennt sind, aber mit freien Bauchnähten an einen offenen Mittelraum im Blütencentrum anstossen können. Bei manchen ist indessen auch dieser ausgefüllt und dann erscheint das Vorhandensein mehrerer, oft übrigens

auch nicht vollständig getrennter Griffel als einzige Andeutung fruchtblattartiger Gebilde. Die reife Frucht ist mispelartig und schliesst im Inneren eine Anzahl hartwandiger Fächer ein, in welchen die Samen sitzen (s. Fig. 86).

Die Fruchtknoten der Ulmen, Eschen, Linden und Ahorne sind oberständig. Sie lassen zur Zeit der Reife wenigstens den Aufbau aus Fruchtblättern erkennen, von welchen bei Ulmen (s. Fig. 91), Eschen und Ahorn zwei, bei den Linden fünf vorhanden sind. Die Früchte der Ulmen und Eschen sind einsamige Flügelnüsse, obwohl bei den ersteren zwei, bei den



Fig. 83.



Fig. 84.

Fig. 83. Erle. Die männlichen (*a*) und weiblichen (*b*) Blütenstände überwintern zusammen in einer Art von Ebenstrauss am Ende eines vorjährigen Triebes. *2* Gruppe dreier männlicher Blüten mit je einem vierblättrigen Perigon, wie solche über jeder Kätzchenschuppe sich findet. *3* weibliches Kätzchen. Dasselbe besteht aus einer Achse mit Schuppen, welche in ihren Achseln je zwei Blüten tragen (*4*). *5* weibliches Kätzchen nach Ausfall der Samen. Die Schuppen sind zu fünflappigen holzigen Gebilden geworden. *6* reife Frucht („Samen".) B.L.

Fig 84. Birke. Die männlichen Kätzchen (*b*) überwintern am Ende vorjähriger Sprosse; die weiblichen (*a*) bilden den Gipfel diesjähriger belaubter Triebe. *2* Schuppe des männlichen Kätzchens mit Blüten. *3* dreilappige Schuppe des weiblichen Kätzchens mit drei Blüten. *4* reifes weibliches Kätzchen. Die dreilappigen Schuppen bleiben nicht stehen, wie bei der Erle, sondern fallen ab. *5* Die geflügelte Frucht. B.L.

letzteren sogar vier Samenanlagen in jeder Blüte gebildet werden. In der Ahornfrucht sind vier Samenanlagen vorhanden, von welchen wir in der reifen doppelt geflügelten Spaltfrucht nur zwei als Samen wiederfinden; bei der Linde sind sogar neun von den zehn ursprünglich gebildeten Samenanlagen zu Gunsten einer einzigen der Vernichtung geweiht. Die reife Frucht wird demgemäss auch hier zu einer einsamigen Nuss.

3. Die männlichen Blüten oder Blütenteile.

Die Blattgebilde, welche mit der Erzeugung des Pollens betraut sind, treten bei keinem Nadelholz in derselben Blüte auf wie die Samenanlagen. Alle unsere Nadelhölzer haben eingeschlechtige Blüten, welche bei dem Taxus und Wachholder nach den Geschlechtern getrennt auf verschiedenen, bei den übrigen auf einem und demselben Exemplar nebeneinander vorkommen. Unter den Laubbäumen sind die Blüten der Birken, Erlen, Haseln, Hainbuchen, Buchen und Eichen in der Regel eingeschlechtig. Nach A. Schulz [1]) besitzt jedoch wohl jede Erle einzelne weibliche Kätzchen, in welchen sich Zwitterblüten oder Uebergänge von solchen zu rein weib-



Fig. 85. Hasel. Die männlichen Kätzchen sowohl als die weiblichen stehen am vorjährigen Trieb in den Achseln abgefallener Blätter und überwintern. Die weiblichen haben die Gestalt von Knospen. *2* Männliche Blüte, bestehend aus einer Deckschuppe angewachsenen Staubfäden. *3* Staubgefäss. *4* Aeltere weibliche Blüte im Längsschnitt, umgeben von der Cupula. *5* Frucht mit, *6* ohne Cupula. *7* Blatt. *4* zeigt den mehrfächerigen Fruchtknoten. B. L.

lichen finden. Auch bei Birken fand Schulz Zwitterblüten, wenngleich seltener, und bei der Hasel sind ihm nur zweimal solche begegnet. Bei den Eichen kommen in den weiblichen Blüten wenigstens unvollkommene Staubfäden vor und auch bei den Rotbuchen sind Zwitterblüten beobachtet. Pappeln und Weiden tragen eingeschlechtige Blüten auf verschiedene Exemplare verteilt (diöcisch) (s. Fig. 87 u. 88) und Linden und Robinien sind durchweg zwitterblütig. Unter den Ulmen kommen neben Bäumen, die fast nur Zwitterblüten tragen, auch solche vor, deren Blüten der Mehrzahl nach

[1]) Beiträge z. Morphol. u. Biol. der Blüten. I. II. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1892.

männlich sind. Eigentümlich verhalten sich die Eschen und Ahornarten. Bei den Eschen kommen männliche, weibliche und Zwitterblüten vor in wechselnder Verteilung SCHULZ fand in der Nähe von Halle an der Saale folgende Modifikationen: 1) Ziemlich viele Bäume mit ausschliesslich männlichen Blüten; 2) in geringerer Anzahl Bäume mit nur weiblichen oder nur zwitterigen Blüten; 3) Bäume, die in manchen Jahren rein männlich, in anderen Jahren daneben an einem Aste oder mehreren Aesten zwitterig und weiblich blühten. Dies Verhalten zeigten wieder ziemlich viele Bäume. 4) Bäume, welche, im übrigen männlich, an einem oder einigen bestimmten Aesten stets weibliche oder Zwitterblüten trugen. Ein Baum trug, als Gegenstück hierzu, nur an einem Aste männliche, sonst aber fruchtbringende Blüten, so dass bei sonst reichlicher Fruchtbildung der eine Ast stets leer erschien. Im ganzen zählt SCHULZ neun verschiedene Fälle der Geschlechterverteilung bei der Esche auf. Vielfach ändert sich der Charakter eines Individuums mit den Jahren, wohl infolge äusserer Einflüsse. Im allgemeinen ist die Esche nach SCHULZ' Meinung auf dem Wege, diöcisch zu werden. Erwähnt sei, dass auch in der Gestalt der Blütenteile (s. Fig. 89) bei der Esche eine grosse Mannigfaltigkeit herrscht. Bei den Weiden kommt, nach SCHULZ, namentlich bei Stecklingen Geschlechtsveränderung vor. Dieselben werden öfter monöcisch, seltener von dem der Mutterpflanze entgegengesetzten Geschlecht. Auch nach dem Köpfen der Weiden tritt vielfach Monöcie oder Geschlechtsveränderung ein. Bei dem Spitzahorn (*Acer platanoides*) beobachtete WITTROCK[1]) zweierlei Blüten: weibliche, welche scheinbar zwitterig sind, aber rudimentäre, ihre Antheren nicht öffnende Staubfäden besitzen, und männliche mit rudimentären Fruchtknoten. In den Blütenständen von 40 % der untersuchten Exemplare waren die zuerst entwickelten Blüten weiblich, die späteren männlich. In anderen Fällen erwiesen sich die Gipfelblüten männlich, die übrigen teils männlich, teils weiblich, die letzten meist männlich oder die zuerst entwickelten Blüten männlich, die späteren weiblich oder endlich die sämtlichen Blüten entweder männlich oder weiblich. An den meisten Bäumen fand WITTROCK nur einen dieser Blütenstandstypen ausgebildet. In allen Fällen würde der Spitzahorn danach entweder monoecisch oder diöcisch sein. Bei dem Bergahorn und Feldahorn werden ähnliche Verhältnisse angegeben. Bei dem eschenblätterigen Ahorn (*Acer Negundo* L.) ist bekanntlich Diöcie die Regel.

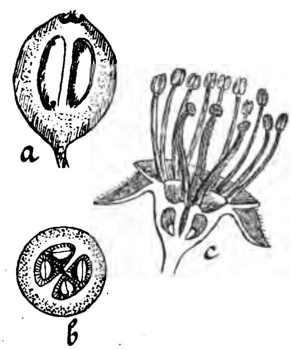


Fig. 86. *a* und *b* Frucht des Elsbeerbaumes im Längs- und Querschnitt. *c* Blüte des Birnbaums, zur Erläuterung der Fruchtbildung. Nach ENGLER und PRANTL.

Die Diöcie der Pappel bietet ein besonderes Interesse wegen des Verhaltens unserer Pyramidenpappeln. Von diesen im vorigen Jahrhundert eingeführten Bäumen kennt man bei uns nur eine ganz geringe Anzahl weiblicher Exemplare,[2]) bei Frankfurt a. O., Berlin, Braunschweig, Schwetzingen und Karlsruhe, ferner weitere Exemplare an der Vinaric-Neudorfer Strasse in Böhmen, in Warschau und in Steiermark. Die Bäume wurden daher nur durch Ableger vermehrt, und als vor einigen Jahren ein allverbreitetes Ab-

[1]) Botan. Centralblatt. XXV. 1886. Vgl. auch: DARWIN, die verschiedenen Blütenformen an Pflanzen der männlichen Art.

[2]) HAMPL, Oesterr. Forstztg. XI. 1893. Ref. Botan. Centralbl. 1894. IV. 155. Ferner Botan. Jahresber. XV. 1887. II. 124 und XII. 1893. II. 44.

sterben der Pyramidenpappeln sich bemerklich machte, brachte man dieses mit der andauernden ungeschlechtlichen Fortpflanzung in Zusammenhang. Wahrscheinlicher ist indessen wohl, dass einfache Altersschwäche und ein parasitischer Pilz (*Didymosphaeria populina* Vuill.) oder letzterer allein die Erscheinung verursachen. Die weiblichen Bäume fruktifizieren nach Hampl im Juni und unterscheiden sich in der Tracht von den männlichen dadurch,



Fig. 87.

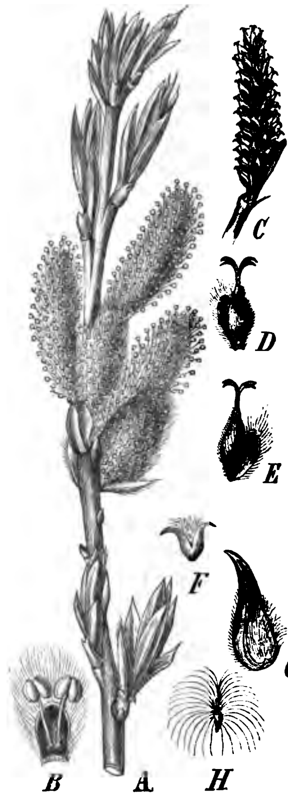


Fig. 88.

Fig. 87. Zitterpappel. *1* männlicher, *2* weiblicher Blütenzweig. Die männlichen (*3*) wie die weiblichen (*4*) Blüten sitzen in der Achsel gewimperter Schuppen. Erstere bestehen aus je einer Scheibe, der die Staubfäden aufgewachsen sind, letztere aus je einem zweiblätterigen Fruchtknoten, der am Grunde von einem Becher umgeben ist. *5* Längsschnitt der weiblichen Blüte. *6* Die geschlossene, *7* die aufgesprungene Kapselfrucht. *8* Der behaarte Same. *9* Grundriss der männlichen Blüte. *10* Zitterblatt (vgl. p. 127). B. L.

Fig. 88. Korbweide (*Salix viminalis*). *A* männlicher Zweig. *B* männliche Blüte, bestehend aus zwei Staubfäden in der Achsel eines Deckblattes. *C* weibliches Kätzchen. *D* und *E* weibliche Blüten, bestehend aus einem Fruchtknoten in der Achsel eines Deckblattes. *F* und *G* Frucht, in *G* vergrössert. *H* der behaarte Same. Die Honigdrüsen in der Zeichnung leider nicht deutlich. B. L.

dass ihre Zweige weniger stark in die Höhe gerichtet sind und daher etwas weiter vom Stamme abspreizen. A. Schulz vermutet, dass die angeführten weiblichen Exemplare durch Geschlechtsveränderung an Stecklingen entstanden seien.

Im Bau der Staubblätter weichen die Nadelhölzer von den Laubhölzern

weit ab. Bei den Dicotyledonen finden wir in der Regel am Gipfel des Staubfadens einen Staubbeutel mit vier Pollensäcken, je zweien zu beiden Seiten eines Connectiv genannten Zwischenstücks, während bei den Koniferen die Zahl der Pollensäcke schwankt. Bei Kiefer, Fichte, Tanne und Lärche finden wir ihrer nur zwei, bei dem Wachholder, den Lebensbäumen und dem Taxus drei bis fünf und acht. Die Staubblätter des Taxus gleichen ganz den einzelnen Teilen der Schachtelhalmfruchtstände (s. Fig. 90). Hier die Sporensackträger, dort die Staubfäden haben die Gestalt von Schildchen, welche einem mittelständigen Stiele angeheftet sind, und tragen auf ihrer Unterseite staubbeladene Beutel, nur dass bei dem Taxus der Staub eben Pollenkörner vorstellt, bei dem Schachtelhalme Sporen, welchen man nicht ansieht, ob sie bei der Keimung männliche oder weibliche Sexualelemente hervorbringen werden.

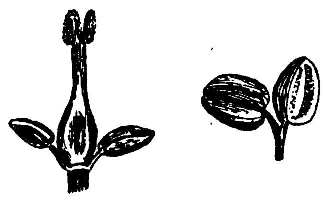


Fig. 89. Zwitterblüte und männliche Blüte der Esche. Nach Engler und Prantl.

Die männlichen Blüten unserer Koniferen besitzen Zapfenform, nur sind diese Zapfen kleiner als die weiblichen und hinfällig, da sie mit dem Ausstäuben des Pollens ihre Aufgabe erfüllt haben. Die rote Farbe der an Erdbeeren erinnernden männlichen Zäpfchen der Fichten und Tannen mag wieder in der Begünstigung der Wärmeabsorption durch diese Farbe ihren Grund haben, welche hier den sich entwickelnden Pollenkörnern zu Gute kommt. Ebenso wird man die rötlichen oder violetten Farbentöne der weiblichen Zapfen der Fichte, Lärche und anderer auffassen dürfen.

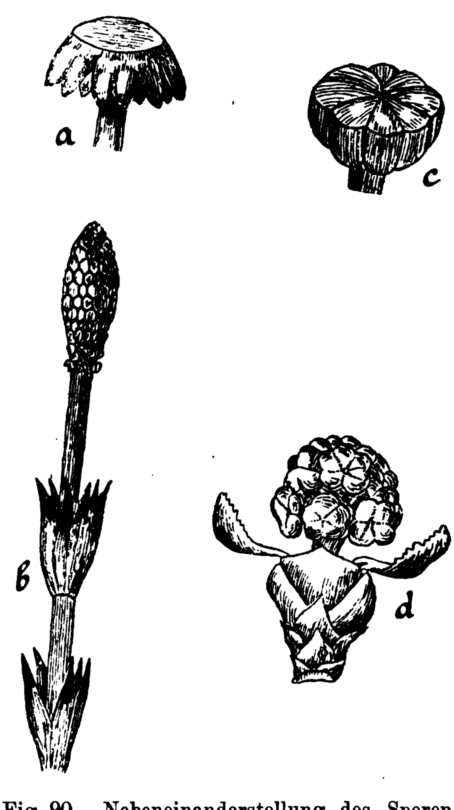


Fig. 90. Nebeneinanderstellung des Sporensackträgers eines Schachtelhalmes und der männlichen Blüte des Taxus. *a* Schildförmiger Sporensackträger aus dem Sporensackstand des Schachtelhalms (*b*). *c* Schildförmiger Pollensackträger (Staubgefäss) aus der männlichen Blüte des Taxus (*d*). *a*, *c*, *b* nach Kerner von Marilaun. *d* nach Warming.

Die männlichen Blüten der Birken, Erlen, Haseln, Hainbuchen, Weiden und Pappeln sind ebenso einfach gebaut wie die weiblichen und wie diese in Kätzchen angeordnet. Die Weidenkätzchen sind kurz und wenig beweglich; ihre männlichen Blüten enthalten ausser den Staubfäden Honigdrüsen und locken durch Honiggeruch, sowie durch die auffallende gelbe oder rötliche Färbung der Staubgefässe Pollen verschleppende In-

sekten an. Dagegen verraten die Kätzchen der anderen genannten Pflanzen, dass sie auf den Wind als Transportmittel des Pollens angewiesen sind, schon durch ihre Beweglichkeit im Wind, welche das Verwehen des Pollens sehr begünstigt. Namentlich bei den Birken und Haseln ist die rasche Streckung der Kätzchen zu langen, pendelnden Aehren zur Blütezeit auffällig. Auch die männlichen Kätzchen der Eiche und die langgestielte Köpfchen bildenden männlichen Blütenstände der Rotbuche pendeln bei dem geringsten Anstosse. Der Bau der männlichen Blüten geht aus den beigegebenen Abbildungen hervor. Bei der Erle, Buche, Eiche und Edelkastanie besitzen sie eine unscheinbare normale Blütenhülle, während sie in den anderen in Rede stehenden



Fig 91. Feldrüster. *1* Blütenbüschel tragender Zweig. *2* Beblätterter Zweig. *3* Blüte mit Deckblättchen, fünfzipfeligem Perigon, fünf Staubfäden und zweinarbigem Fruchtknoten. *4* Blütenlängsschnitt. *5* Frucht, über die Blütenhülle hinausgewachsen. B. L.

Fällen nur aus Staubfäden bestehen, welche in der Achsel oder auf der Oberseite schuppenartiger, der Kätzchenachse ansitzender Blattgebilde befestigt sind.

Unter den zwitterblütigen Bäumen haben die Ulmen (s. Fig. 91) vier bis acht, die Ahornarten konstant acht, die Linden viele Staubfäden, welche aber durch Verzweigung aus zehn Anlagen hervorgegangen sind. Die Robinie besitzt, als Schmetterlingsblütler, zehn Staubfäden, von welchen neun, wie bei den meisten ihrer Familiengenossen, eine Strecke weit zu einer oben offenen Röhre miteinander vereinigt erscheinen. Auch die Sorbusarten und ihre Verwandten haben viele, meist zwanzig, Staubfäden, welche wie die Blumenblätter am oberen Rande des Blütenbechers angeheftet sind.

4. Die Bestäubung und Befruchtung.

Die Befruchtung der Bäume wie aller lebenden Wesen besteht in der Vereinigung der lebendigen Substanz zweier Zellen. Jedes einzelne Teilchen

der Zellkernsubstanz der einen verschmilzt mit je einem Teilchen der Kernsubstanz der anderen Zelle, während gleichzeitig auch die beiden Cytoplasmakörper miteinander in Verbindung treten. In diesen Prozessen findet die Vereinigung der Eigenschaften der beiden Eltern im Ei statt, welche der neuen Pflanze in erster Linie ihr Gepräge verleiht.

Der Transport der männlichen Befruchtungszelle zu der Eizelle hin geschieht durch das Pollenkorn; doch ist das letztere nicht die Befruchtungszelle selbst. Es enthält ausser dieser, aber nicht immer leicht zu erkennen, ein oder zwei zellige Gebilde, welche als Reste aus der kryptogamischen Vergangenheit unserer Blütenpflanzen anzusehen sind, und ausserdem Nährstoffe zur Bestreitung des Aufwandes, den die von dem Pollenkorn von seiner Bildung bis zu dem Augenblicke der Befruchtung noch durchzumachenden Lebensprozesse erfordern. Das Ganze ist umschlossen von einer festen Membran, deren äusserste Schicht oft mit mancherlei Vorrichtungen versehen ist, welche die Beweglichkeit des Pollenkorns begünstigen, mit Leisten, Stacheln oder klebrigen Stoffen, die es am Körper der Insekten haften lassen, oder mit lufterfüllten Auftreibungen, die seine Fähigkeit, mit dem Winde zu fliegen, erhöhen. Solche Flugblasen besitzen die Pollenkörner der Kiefern, Fichten und Tannen, während sie der Douglastanne, Schierlingstanne und Lärche, sowie dem Wachholder und seinen Verwandten abgehen. Hier und in anderen Fällen muss die abgerundete, nicht klebende oder überhaupt nicht leicht haftende Oberfläche der Körner genügen, sie zu einem Spiel des Windes zu machen.

Dass ein weiterer Transport der Pollenkörner als von den Staubfäden einer Blüte bis zum Griffel derselben Blüte, oder auch von einer Blüte zu einer anderen Blüte desselben Individuums vorteilhaft und selbst notwendig für die Pflanze ist, hat Darwin in seinem Werke über die Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung im Pflanzenreiche dargethan. In vielen Fällen fand er Pflanzen, die aus Samen gekreuzter Blüten verschiedener Exemplare erwuchsen, kräftiger und fruchtbarer als solche, die von Samen aus Blüten abstammten, deren Pollen zur Bestäubung des eigenen Griffels verwandt worden war. Ja, manche Blüten lieferten bei Selbstbefruchtung überhaupt keine Samen. Auch aus der Kreuzung verschiedener Blüten des nämlichen Exemplars hervorgegangene Pflanzen zeigten meist nicht die überlegene Entwickelung der Nachkommen gekreuzter Individuen. Schon Christian Conrad Sprengel, der eigentliche Entdecker der Beziehungen zwischen den Blüten und Insekten, hatte aus seinen Beobachtungen über den Bau der Blüten den Satz abgeleitet: die Natur will, dass Kreuzung stattfinde, und es gelang ihm, zu zeigen, dass fast alle Eigentümlichkeiten, auch der Zwitterblüten, sich von diesem Gesichtspunkte aus begreifen lassen. Alle Einzelheiten der Gestalt und Entwickelung solcher Blüten wirken darauf hin, dass dauernde Selbstbestäubung verhindert, Kreuzung dagegen begünstigt wird. Eine absolute Vermeidung der Selbstbestäubung freilich liegt nicht im Interesse der Pflanzen. Wenn bei mangelndem Insektenbesuch oder aus anderen Gründen die Kreuzung ausbleibt, so ist, von wenigen Fällen abgesehen, Selbstbestäubung immer noch besser als gar keine Befruchtung. Schon eine ab und zu im Laufe der Generationen eintretende Kreuzung aber pflegt von grossem Vorteil zu sein.

Das sicherste Mittel, Selbstbefruchtung zu verhindern, ist die Diöcie, wie wir sie bei den Weiden, Pappeln, dem Taxus und dem eschenblätterigen Ahorn als Regel, bei der Esche als vorkommenden, anscheinend in der Zunahme begriffenen Fall kennen gelernt haben. Auch bei dem gemeinen Haselstrauch findet sich nach Darwin eine Art von Diöcie. Bei manchen

Individuen dieser Pflanze sind die männlichen, bei anderen die weiblichen Blüten früher funktionsfähig als die den nämlichen Exemplaren angehörigen Blüten des anderen Geschlechts. So lange dieser Zustand dauert, ist natürlich Kreuzung die einzig mögliche — und gewiss auch die thatsächlich eintretende — Befruchtungsweise.

Im allgemeinen tritt an nicht diöcischen Bäumen bei der ungeheuren Anzahl der Blüten gegenseitige Befruchtung zwischen den Blüten eines und desselben Exemplars unvermeidlich in vielen Fällen ein; doch wird nach Darwin die hierin liegende Gefahr der Erzeugung einer degenerierten Nachkommenschaft durch zwei Umstände vermindert: Erstens erscheinen die Blüten verschiedener Seiten — oder auch nur verschiedener Sprosse — eines Baumes weniger nahe miteinander verwandt als die Angehörigen des Blütenstandes einer Pflanze von kurzer Lebensdauer, die nur wenige Sprossgenerationen erzeugt, und dann fallen, nach Erfahrungen an anderen Gewächsen, die selbstbefruchteten Blüten eines Blütenstandes ab, wenn an demselben Blütenstande von anderen Exemplaren her gekreuzte Blüten vorhanden sind.

Bei den monöcischen Bäumen wird Kreuzung vielfach durch die Stellung der Blütenstände begünstigt. Die weiblichen Blüten der Abietaceen pflegen sich in höheren Regionen der Bäume zu befinden als die männlichen, so dass sie nicht direkt mit dem Pollen der eigenen männlichen Kätzchen überschüttet werden können, sondern den in der Luft umherwirbelnden, aus eigenem und fremdem Pollen gemischten Staub aufzunehmen Gelegenheit haben. Wo männliche und weibliche Blüten näher zusammengestellt sind wie bei Erlen, Birken, Buchen, Hainbuchen, Eichen u. a., stehen ebenfalls die weiblichen Blüten durchweg über den männlichen, wenigstens zur Zeit der Pollenreife, was für eine Kreuzung jedenfalls von Vorteil ist und, beim Ausbleiben einer solchen, Selbstbestäubung nicht unmöglich macht, da der Pollen vom Winde nach oben getragen wird.

Unsere zwitterblütigen Bäume besitzen, wie so viele andere Zwitterblütler, ein Mittel gegen die Selbstbefruchtung der einzelnen Blüten in der ungleichzeitigen Funktionsreife der Staubfäden und der Narbe (Dichogamie). Bei den Linden, vielen Ahornarten und den Verwandten der Robinie stäubt der Pollen der Blüten aus, ehe die zugehörigen Narben empfängnisfähig sind (Proterandrie). Die letzteren sind daher auf Fremdbestäubung angewiesen, namentlich wenn gleichzeitig der Blütenbau es fast unmöglich macht, dass der Pollen eines Staubgefässes auf die Narbe derselben Blüte überhaupt gelangt. Dies ist z. B. der Fall bei der Sommerlinde, wo die Staubfäden bis zuletzt vom Griffel weg nach dem Aussenrande der Blüte hingebogen sind. Bei der Eberesche und ihren Verwandten reift die Narbe ehe der Pollen derselben Blüte ausstäubt (Proterogynie); dadurch erhält fremder Pollen Gelegenheit dem aus derselben Blüte stammenden zuvorzukommen. Die übrigen Blüteneinrichtungen sind aber derart, dass schlimmstenfalls auch Selbstbefruchtung eintreten kann. Die Ulme und Esche haben wie die Eberesche Vorreife der Narben und nach Kerner ist dieselbe Eigenschaft auch unter den monoecischen Pflanzen weit verbreitet. Bei der Grünerle (*Alnus viridis*) sind beispielsweise die Narben 4—5 Tage früher reif als die männlichen Blüten. Merkwürdigerweise besitzen nach Kerner auch die diöcischen Weiden Narbenvorreife. Da es hierbei leicht vorkommt, dass die männlichen Pflanzen einer Art mit den weiblichen einer anderen Art gleichzeitig blühen, während der Pollen der letzteren noch nicht mit dem fremdartlichen Pollen in Konkurrenz tritt, befördert dies Verhalten die Bildung von Bastarden, wie denn neben den 25 Weidenarten der

deutschen Flora mehr als doppelt soviel Bastarde zur Beobachtung gelangt sind.

Den auffallenden Umstand, dass unter den Bäumen — und nicht nur unter unseren einheimischen — soviele Arten eingeschlechtige Blüten besitzen, bringt Darwin damit in Zusammenhang, dass sie so oft auf die Bestäubung durch den Wind angewiesen sind. Die Anpassungen der Pflanzen, welche diese Bestäubungsweise befördern, d. h. grosse, weit aus den Blüten herausragende Narben und leicht beweglicher Pollen, begünstigen gleichzeitig die Selbstbestäubung. Darwin erblickt daher in der auch bei windblütigen Kräutern häufigen Eingeschlechtigkeit der Blüten eine jene Selbstbestäubung erschwerende Einrichtung, welche wiederum der mit letzterer drohenden Verschlechterung der Samen entgegenarbeitet. Der Nachteil einer geringeren Sicherheit der Bestäubung bei eingeschlechtigen Blüten fällt für die Bäume nicht ins Gewicht, da ihre Langlebigkeit ein zeitweiliges Fehlschlagen der Befruchtung nicht bedenklich für die Erhaltung der Art erscheinen lässt. Unter den Waldbäumen mit eingeschlechtigen Blüten werden durch den Wind bestäubt Birke, Erle, Hasel, Buche, Eiche, Hainbuche, Pappel; durch Insekten die Weiden und, wenn auch, wie es scheint, nicht überall, die essbare Kastanie, in deren männlichen Blüten Lindmann[1]) auf der Insel Gothland selbst Nectarabsonderung antraf. Unter unseren zwitterblütigen Bäumen geschieht die Pollenübertragung bei der Ulme (und der nicht rein zwitterigen Esche) durch den Wind. Nur die Robinien, Linden, Ahorn- und Sorbusarten beanspruchen die Hilfe der Insekten und sind deshalb mit Honigdrüsen, Duft und auffälliger Farbe ausgerüstet, welche letztere der Blütenhülle (bei den Weiden den Staubfäden) eigen ist und in manchen Fällen durch Blühen vor dem Laubausbruch in ihrer Wirkung unterstützt wird.

Die Stelle des weiblichen Blütenteils, auf welche der Pollen gelangen muss, wenn er seine Funktion soll erfüllen können, ist bei den Koniferen der Scheitel der Samenanlage. Beim Taxus ist dieser bei der gipfelständigen Lage der Samenanlage ohne weiteres erreichbar. Zur Zeit der Pollenreife, die je nach dem Orte im März oder erst später stattfindet, tritt aus ihm ein Flüssigkeitströpfchen hervor, bereit die Pollenkörner aufzunehmen. Diese letzteren gelangen nach dem Aufplatzen der Pollensäcke nicht immer sogleich ins Freie, sondern sie bleiben zwischen den schildförmigen Köpfchen der Staubfäden liegen, bis ein leichter, trocknender Luftzug diese etwas einschrumpfen lässt und zugleich den Pollen mitschleppt. Die von dem Flüssigkeitströpfchen aufgefangenen Körner werden mit dem Schwinden desselben am Abend in die Pforte zwischen den Rändern des Integumentes hineingezogen und gelangen so auf den Kern der Samenanlage, von wo die befruchtende Zelle durch einen von dem Pollenkorne ausgetriebenen Schlauch durch das die Eizelle bedeckende Gewebe hindurch ihrem Bestimmungsorte zugeleitet wird. Aehnlich wie der Taxus verhalten sich der Wachholder und andere Cupressaceen.

Die mit der Mündung nach unten gewendeten Samenanlagen der Abietaceen fangen den Pollen mit zwei Fortsätzen ihrer Hülle (des Integumentes) auf, zu welchen der Blütenstaub zwischen den zur Blütezeit klaffenden glatten Zapfenschuppen hinabgleitet; bei manchen Kiefern geführt durch einen in der Mittellinie der Schuppe verlaufenden Kiel (s. Fig. 92). Auch hier wartet der aus den Antherenfächern entleerte Pollen noch innerhalb des männlichen Zäpfchens den zum Transport geeigneten Luftzug ab,

[1] Botan. Centralblatt 1896. I. 401.

indem er sich auf dem durch zwei rinnige Vertiefungen und das aufgerichtete Connectiv zum Sammelkörbchen gestalteten Rücken des nächst unteren Staubblattes anhäuft. Die auffangenden Fortsätze des Integumentes rollen sich später ein und führen so die Pollenkörner auf den Knospenkern, wo der Pollenschlauch entwickelt wird. Zugleich treten auch die Zapfenschuppen mit ihren Rändern wieder zusammen und sperren unwillkommenen Gästen den Zutritt zu dem heranreifenden Samenkorn.

Der Weg, welchen der Pollenschlauch von der Oberfläche des Knospenkerns bis zur Eizelle zurückzulegen hat, ist nur kurz; gleichwohl braucht er dazu eine ziemlich lange Zeit. Bei dem Taxus findet die eigentliche Befruchtung nach STRASBURGER erst etwa Mitte Juni, bei der Fichte sechs Monate nach der Bestäubung statt. Die Kiefer stäubt im Mai. Der Pollen-

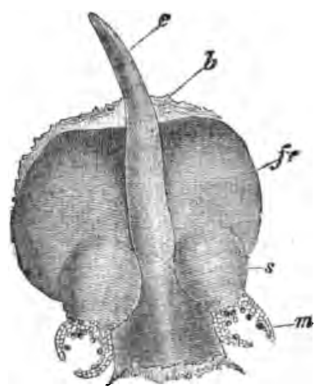


Fig. 92.

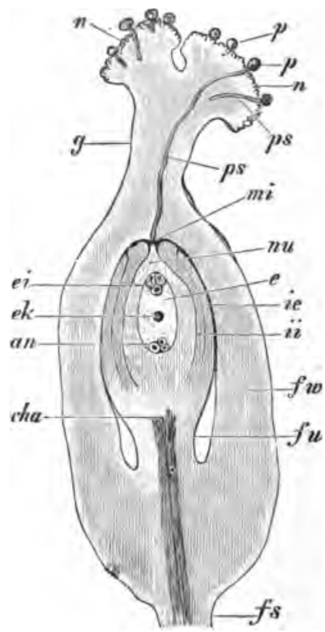


Fig. 93.

Fig. 92. Fruchtschuppe der Kiefer mit den beiden umgewendeten Samenknospen *s*. *m* deren von langen Fortsätzen der Hülle umgebene Mikropyle. *c* eine kielförmige Hervorragung der Fruchtschuppe (s. p. 215). *b* die später unscheinbare Deckschuppe. B. L.

Fig. 93. Fruchtknoten mit einer Samenknospe. Auf der Narbe *n* Pollenkörner *p*, die z. T. verschieden lange Schläuche getrieben haben, von welchen einer *ps* bis zur Mikropyle *mi* gelangt ist. *ie* und *ii* die beiden Hüllen (Integumente) *nu* der Kern der Samenknospe. *cha* Grund, *fs* Stiel der Samenknospe. *e* Embryosack mit seinem Zellkern *ek*. In *e* haben sich durch eine besondere Form der Zellteilung gebildet die an seinem oberen Ende gelegene Eizelle mit zwei Schwesterzellen, den sog. Gehilfinnen, *ei* und die Zellgruppe an seinem unteren Ende *a n*. *fs* stielartige Basis des Fruchtknotens. *g* Griffel. B.L.

schlauch aber erreicht im darauf folgenden Sommer die Eizelle noch nicht, sondern erst nach mehr als zwölf Monaten findet die Befruchtung statt, so dass ein Sommer und ein Winter zwischen den beiden Akten der Bestäubung und der Befruchtung mitten inne liegen.

Der Pollen der Laubhölzer gelangt nicht direkt auf die Samenanlage, sondern auf die Narbe (s. Fig. 93). Der Pollenschlauch muss also diese

während welcher die Samenknospen erst zur Ausbildung gelangen. Nach Verlauf dieser Periode wächst er weiter, aber in den Grund der Samenanlage hinein und von da aus erst nach der Stelle hin, wo die Eizelle geselbst und, wo ein solcher vorhanden, den Griffel durchwachsen um nur in die Nähe der Samenanlagen zu kommen. Dann erst kann er im Inneren des Fruchtknotens diese aufsuchen und sich bis zu der Eizelle in sie hinein bohren. Als Wegweiser dienen ihm hierbei im zu durchdringenden Gewebe ihm begegnende chemische Substanzen, gegen welche er in ähnlicher Weise empfindlich ist wie Wurzeln und Sprosse gegen Schwerkraft und Licht. Wie von einer Seite her wirkende Lichtstrahlen Wachstumskrümmungen an Sprossen auslösen, so veranlasst einseitiges Herantreten gewisser Stoffe an die Pollenschläuche, dass sie ihre wachsende Spitze ihnen zuwenden. Dieselbe Empfindlichkeit lässt die Fäden parasitischer Pilze nahrungspendende Zellen auffinden und steuert die wie die Spermatozoen der Tiere frei beweglichen Befruchtungskörper der Farnkräuter und Moose nach den Eizellen hin. Das Wachstum der Pollenschläuche wird bei den früh im Jahre blühenden windblütigen Bäumen durch die relativ starke Erwärmung begünstigt, welche die Narben ihrer roten Farbe wegen auch in den schwachen Strahlen der Frühjahrssonne erfahren. (STAHL, Ueber bunte Laubblätter vgl. oben Kap. X, p. 149.)

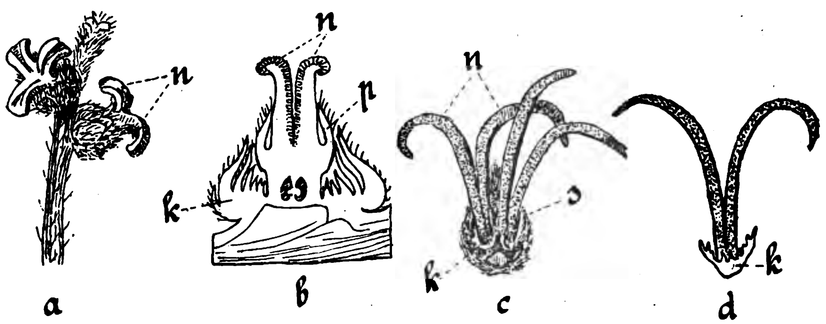


Fig. 94. *a* zwei weibliche Blüten der Stieleiche. *b* Längsschnitt einer solchen Blüte. *k* Cupula. *p* Perigon. *c* zwei weibliche Haselnussblüten mit ihrer Deckschuppe *s*. *d* eine einzelne dieser Blüten. Der noch ganz unentwickelte Fruchtknoten ist ganz von der Cupula *k* der späteren zerschlitzten Hülle der Haselnuss, umhüllt. *n* überall die grossen Narben. Nach HEMPEL und WILHELM.

Auf der Samenanlage angekommen, nehmen die Pollenschläuche ihren Weg gewöhnlich durch die Lücke, welche die Integumente über ihrem Scheitel offen lassen (Mikropyle). Gerade bei einer Anzahl unserer Bäume aber wird diese anscheinend besonders bequeme Passage verschmäht und der Pollenschlauch dringt von der entgegengesetzten Seite, von der Anheftungsstelle der Samenanlage her, in deren Gewebe ein. So keimt nach NAWASCHINS Untersuchungen [1]) der Pollen der Birke normal auf den Narben der noch sehr unentwickelten Fruchtknoten. Der Pollenschlauch tritt, bis zur Narbenbasis hinabgewachsen, in eine Ruhezeit von vier Wochen ein,

[1]) Ueber die gemeine Birke und die morphol. Deutung der Chalazogamie. Mém. de l'acad. d. sc. de St. Petersburg. sér. VII. Tom. XLII. 1894; Embryologie der Hasel. Botan. Centralblatt. 1895. III, 104. Ein neues Beispiel der Chalazogamie (Juglans). Botan. Centralblatt 1895. III. 353.

legen ist. In deren Nähe angelangt verzweigt er sich und einer seiner Zweige tritt mit der Eizelle in Kopulation. Aehnliche Verhältnisse fand Nawaschin bei der Erle, Hasel, Walnuss und Ulme.

5. Verbreitung der Früchte und Samen.

Die nächste Folge der Befruchtung ist die Entwickelung der Eizelle zum vielzelligen Embryo. Damit Hand in Hand gehen Veränderungen der übrigen Teile der Samenanlage und weiterhin der Fruchtblätter, als deren Endresultat die Ausbildung der Frucht und des reifen Samenkornes erscheint. Sie ist gleichbedeutend mit einer passenden Ausrüstung des Embryo für die Wanderung und die Keimungsperiode, während deren er in Ermangelung ausreichender Assimilationsorgane seinen Bedarf an organischen Substanzen aus mitgebrachtem Materiale bestreiten muss.

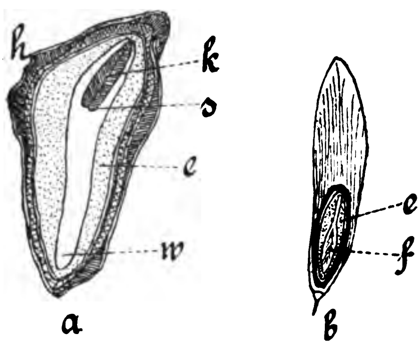


Fig. 95. *a* Durchschnitt des Samens der Weisstanne. *h* Samenschale mit harzerfüllten Auftreibungen. *e* Nährgewebe. *k* Keimblätter, *s* Stammknospe. *w* Keimwurzel. Nach Hempel und Wilhelm. *b* Durchschnitt der Eschenfrucht. *e* Nährgewebe *f* Keimling. Nach Engler und Prantl.

Der Samen selbst geht aus der Samenanlage hervor, indem deren äussere Teile sich zu einer einfachen oder doppelten Samenschale ausbilden und ihr Inneres entweder ganz von dem heranwachsenden Embryo ausgefüllt wird (Buche, Eiche, essbare Kastanie, Erle, Birke, Hasel, Weissbuche, Weide, Pappel, Ulme, Robinie, Ahorn, Elsbeere) oder neben diesem ein besonderes Nährgewebe Endosperm) entwickelt (Esche, Linde, Koniferen s. Fig. 95). Dieses Nährgewebe enthält neben stickstoffhaltigen Substanzen reichlich fettes Oel (bei der Linde, *Tilia ulmifolia var. intermedia* 58 %[1]), welches samt den erstgenannten bei der Keimung verbraucht wird. Wo ein besonderes Nährgewebe fehlt, da finden sich die Nährstoffe des Keimlings in seinen eigenen Organen, namentlich in den Keimblättern aufgespeichert. Bei der Haselnuss und Buchecker ölreich (erstere enthält 62,60, letztere 22,77 % Oel in der Rohsubstanz), enthalten sie bei der Eiche und essbaren Kastanie, neben den nirgends fehlenden stickstoffhaltigen Körpern, vorwiegend Stärke. Auch in diesen Fällen werden jene Stoffe bei der Keimung verbraucht.

Nur in wenigen Fällen, bei Tannen, Fichten, Kiefern, Lärchen, Robinien, Pappeln und Weiden, begibt sich der Same unserer Waldbäume als solcher, von den Fruchtblättern isoliert, auf die Wanderung. Bei allen anderen wandern die ganzen Früchte, welche allerdings, da sie fast überall nur einen Samen enthalten, oft fälschlich als Samen bezeichnet werden. Unter den Koniferen wandert nur der Wachholdersame nicht nackt, sondern in den bekannten, von den Fruchtschuppen gebildeten Beerenzapfen eingeschlossen. Die rote saftige Hülle der reifen Taxussamen gehört ihrer Entstehung nach zu dem

---

[1]) Carl Müller, Ueber ein fettes Oel aus Lindensamen. Ber. d. deutschen bot. Ges. 1892. 372. Die Samen des als Oelpflanze gebauten Raps enthalten 42,23%; des Oelrettigs 38,12%; der Oelpalme 48,75%; Walnüsse 57,43% Oel.

Samen selbst als Samenmantel und hat mit den Fruchtblättern anderer Pflanzen nichts gemein.

Als Bewegungsorgane besitzen die Samen der Kiefern, Fichten, Tannen und Lärchen ebenso wie die der Schierlingstanne (*Tsuga canadensis*) und der Douglastanne einen dünnen Flügel, welcher sich mit dem Samen selbst von der Innenseite der Fruchtschuppe loslöst. Sie sind demnach auf Verbreitung durch den Wind eingerichtet. Die nicht flugfähigen Samen der Wachholderarten werden durch Tiere, speziell Vögel (Wachholderdrossel) verbreitet, welche die fleischige Hülle verzehren und verdauen, die Samen selbst aber ungeschädigt ihren Darmkanal passieren lassen. Auch der Taxus ist auf Verbreitung durch Tiere eingerichtet und lockt durch seinen roten, süss schmeckenden Samenmantel, dem das giftige Taxin fehlt, wahrscheinlich sehr verschiedene Vögel an. Die Samen der Pappeln und Weiden sind bekanntlich mit Flughaaren versehen.

Bei den windfrüchtigen Laubhölzern sind die Flugorgane an den Früchten angebracht. Sie stellen bei den Birken, Ulmen, Eschen und Ahornarten Flügel dar, welche Teile der Fruchtwand bilden; bei der Hainbuche wirkt die jedes Früchtchen teilweise einhüllende grosse dreilappige Schuppe, bei der Linde ein am gemeinsamen Stiele des ganzen ebenstraussartigen Blütenstandes ansitzendes gelblich grünes, bleiches Blatt als Flugapparat.

Einige Schwierigkeiten bereitet der Erklärung die Verbreitung der Eicheln, Bucheln und essbaren Kastanien. Es fällt auf, dass diesen grossen und schweren Früchten jede Transporteinrichtung fehlen soll. In der That aber macht, nach Focke (Kosmos 1891), gerade ihre Grösse ihnen besondere Verbreitungsmittel entbehrlich. Ihr reicher Gehalt an Stärke oder fettem Oel macht sie zu begehrten Nahrungsmitteln für grössere Tiere, welche sie aber nicht nur auffressen, sondern auch verschleppen und so für ihre Ausstreuung sorgen. Besonders günstig sind in dieser Hinsicht die Früchte gestellt, welche zum Oeffnen eine gewisse Zeit erfordern, wie die hartschaligen Haselnüsse. Das Bestreben der Tiere, dieses Geschäft an einem möglichst sicheren Orte auszuführen, und jede dabei eintretende Störung bieten Anlass zum Verschleppen und damit auch zum Verlieren und Ausstreuen. Von den Hähern wissen die Forstleute zu erzählen, dass sie Haselnüsse, Eicheln und Bucheckern an zerstreute Orte, namentlich auch in die Erde verstecken, wo sie dann nicht immer wieder abgeholt werden und zur Keimung gelangen. Wem das Opfer an Nährstoffen und Samen, welches die Bäume bei dieser Verbreitungsart den Tieren immerhin bringen, zu gross erscheint, als dass man ihren Nährstoffgehalt gerade als nützliche Transportanpassung auffassen könnte, der bedenke, dass bei der Langlebigkeit unserer Waldbäume ein ausserordentlich geringer Prozentsatz der gesamten Nachkommenschaft eines Exemplars ausreicht, um den Bestand der Art zu sichern. Wenn 1 % der Eicheln eines Baumes verschleppt werden, von diesen nur 1 % keimt und hiervon wieder nur 1 % zu einem kräftigen, alten Baume heranwächst, so ist, meint Focke, jener Forderung, der einzigen, worauf es der Natur bei Schaffung ihrer Einrichtungen ankommt, Genüge geleistet.

Unterstützt wird die vorgetragene Auffassung durch den Umstand, dass die genannten Bäume zur Zeit der Samenreife die Tiere geradezu zum Genusse einladen. Während der Entwickelung bei der Hasel von dem sehr schlecht schmeckenden zerschlitzten Sacke, bei der Buche von dem harten, holzigen Becher, bei der essbaren Kastanie von der stachelichten Schale eingehüllt, liegen die Früchte in reifem Zustande grösseren Feinden —

oder besser Freunden — gegenüber wehrlos auf dem Boden. Gegen Schnecken und andere kleinere Gäste freilich, deren Besuch nur Schaden und keinerlei Nutzen bringen würde, gewährt einen relativen Schutz die Samenschale oder auch noch ein Gehalt an bitteren Stoffen, wie wir ihn in der Eichel vorfinden.

Die Verbreitung der Elsbeere geschieht wie die des Taxus und des Wachholders vermutlich durch Vögel, welche ihre Früchte aufsuchen. Damit die in diesen eingeschlossenen Samen den Vogelschnäbeln nicht allzu oft zum Opfer fallen, sind sie von einer harten Steinschale eingehüllt, welche aus der innersten Schicht der Fruchtwand hervorgeht. Ein Aufenthalt im Kropf der Vögel beeinträchtigt die Keimkraft der Samen nicht; ja selbst im Vogelmagen halten solche, nach Darwin, sich tagelang lebendig.

Bei der Ausbreitung der Samen der Robinie wie anderer baumartiger Schmetterlingsblütler scheint der Wind die Hauptrolle zu spielen, der sie von den am Baume verbleibenden Hülsen nach und nach losreisst und, da nur starker Wind dies vermag, weit wegführen kann.

Der Zeitpunkt, an welchem die Samen oder Früchte ihre Wanderung antreten, wechselt. Bei manchen Arten verlässt der Same bald nach eingetretener Reife die Mutterpflanze. So nach Tubeuf[1]) die Samen der Zitterpappel und Sahlweide und die Früchte der Ulmen und Birken, welche im Frühling und Vorsommer reifen und dann alsbald abfallen. Bei der Ulme geht der Samenabfall ziemlich rasch vor sich, während er bei der Birke bis in den November sich hinzieht. Auch bei den Tannen, Weymouthskiefern, Eichen, Buchen, Haseln, Elsbeeren und Ahornarten, deren Samen im September und Oktober reifen, fällt die Hauptmenge der Samen oder Früchte bald nach der Reife ab. Die Früchte der Schwarzerle reifen im Oktober und November und fliegen in den ersten Monaten des nächsten Jahres aus. Lange am Baum bleiben auch nach der Reife vor allen die Früchte der Esche, welche von August bis Oktober reifen, aber erst im Februar und März des Folgejahres abfallen. Aehnlich verhalten sich die Fichten, Lärchen, Kiefern, Schwarzkiefern und Latschen. Ihnen schliesst sich die Robinie an. Zu wissen, dass bei Tannen, Weymouthskiefern, Douglastanne, Schierlingstanne, Ulme, Birke und Ahorn wenigstens die Hauptmenge der Samen oder Früchte ziemlich zu gleicher Zeit sich ablöst, während bei der Lärche, den meisten Föhren, Erlen, Eschen, Hainbuchen, dem Wachholder u. a. der Abfall sich wochenlang hinzieht, ist für die Praxis des Einsammelns von Wichtigkeit.

6. Die Keimung.[2])

Eine Anzahl von Baumsamen ist gleich nach dem Abfall keimfähig und bewahrt die Keimkraft nur kurze Zeit. Es gehören dazu namentlich diejenigen, welche im Frühling reifen und bald nach der Reife abfallen, also die Samen der Pappeln, Weiden und zum Teil auch der Ulmen und Birken. Ihre Keimfähigkeit erhält sich nur Tage oder Wochen, bei den

---

[1]) Die Daten über Reife- und Abfallzeit, Keimungsdauer etc. entnehme ich der sehr nützlichen Schrift von v. Tubeuf: Samen, Früchte und Keimlinge der etc. forstlichen Kulturpflanzen. Berlin 1891.

[2]) Sehr reichliches Material über Keimung und Keimlinge, auch Bemerkungen ökologischer Art über die Bedeutung der Gestalt der Cotyledonen etc. findet man in dem mit über 600 Abbildungen und einem ausführlichen Litteraturverzeichnis versehenen Buche von J. Lubbock: A contribution to our knowledge of seedlings. 2 Bände. London 1892.

Ulmen und Birken höchstens bis zum Frühling des nächsten Jahres. Bis zum Frühling nach der Reife erhält sich die Keimfähigkeit der im Herbste reifenden Samen der Haselnüsse, Eicheln, Bucheckern und Tannen. Ein bis zwei Jahre und selbst drei Jahre dauert die Keimfähigkeit bei der Hainbuche, Linde, Erle, Ahorn und Eberesche, zwei bis drei Jahre bei Lärche und Weymouthskiefer, drei bis vier Jahre bei Robinie, Esche und der gewöhnlichen Kiefer, vier bis fünf Jahre bei der Fichte. Ueberall aber nimmt die Keimfähigkeit mit dem Alter der Samen ab, so dass Samen, der über zwei Jahr alt ist, meist ungern verwendet wird. Der thatsächliche Eintritt der Keimung bei Samen, welche sich selbst überlassen bleiben, hängt mit der Jahreszeit der Reife und des Abfallens zusammen. Zeitig im Jahre abfallende Samen keimen gleich (Pappel, Weide, Ulme, Birke), während Herbstsamen bis zum kommenden Frühjahr oder Sommer ruhen (Erle, Hasel, Eichel, Buchecker, Kastanie, Ahorn, Sorbus, Fichte, Tanne, Lärche, Taxus, Kiefer u. a.). Interessant und von praktischer Bedeutung ist, dass manche der Samen, welche bei Aussaat nach dem Abfall gleich oder in der nächsten Vegetationsperiode keimen, bei künstlicher Ueberwinterung und darauf folgender Frühlingsaussaat während des ganzen Aussaatjahres noch ruhen und erst im nächsten Frühjahr aufgehen. Dies ist nach Tubeuf unter den hier zu berücksichtigenden Holzgewächsen teilweise der Fall bei der Schierlingstanne, Douglastanne und Robinie, vollständig bei Wachholder, Taxus, Ahorn, Hainbuche, Linde, Esche und Sorbus. Beim Taxus lässt, wenn die Samen nicht gleich ausgesät werden, die Keimung selbst 3 bis 4 Jahre auf sich warten (Eichler in Engler u. Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien). Dass bei allen den angegebenen Daten ziemlich bedeutende Schwankungen vorkommen, dass namentlich durch die Art der Aufbewahrung die Dauer der Keimfähigkeit und der Ruhezeit verändert werden kann, braucht kaum hervorgehoben zu werden. Aufbewahrung unter Beschränkung freien Luftzutritts kann die Dauer der Keimkraft verlängern. Auch das ist bekannt genug, dass ein grösserer oder geringerer Prozentsatz der Baumsamen überhaupt nicht keimt. Namentlich unter den leichtfliegenden Früchten und Samen, wie denen der Birken, Pappeln und Weiden, pflegen, nach Tubeuf, viele taube zu sein. So sind unter Birkenfrüchten, nach einer von Tubeuf mitgeteilten Tabelle Gayers nur 20 bis 25 %, nach Hess sogar nur 10—15 % keimfähig, ein Fehler, der wohl auf die grosse Verbreitung der die Birkenfrüchte bewohnenden Gallmücke *Hormomyia Betulae* Wtz. zurückzuführen ist.

Der Keimungsvorgang selbst beginnt mit einer Wasseraufnahme, welche nach Nobbe bei *Pinus austriaca* z. B. 35.8 % beträgt und mit einer beträchtlichen Volumzunahme des Samens verbunden ist. Dann beginnt unter Sprengung der harten Schale an der Spitze des Samens oder der Nussfrucht die Keimwurzel zu Tage zu treten und unter dem Einflusse ihrer Empfindlichkeit gegen die Erdschwere sich dem Erdboden zuzuwenden. Der Weg, welchen das gegen Trocknis sehr empfindliche Organ durch die Luft zurückzulegen hat, ist nicht weit, denn die Baumsamen pflegen sich beim Fallen so zu legen, dass die Keimlingsachse horizontal wird, das Wurzelspitzchen also von vorneherein nicht weit vom Boden entfernt ist. In der Erde angelangt, beginnt das Würzelchen alsbald sich daselbst zu befestigen, indem es zwischen die Bodenteilchen sich einzwängt und weiterhin durch Wurzelhaare oder Nebenwurzeln fest verankert. Bezüglich der weiteren Keimungsschritte lassen sich zwei Typen unterscheiden. Bei der Hasel, der Eichel und der essbaren Kastanie bleiben die Keimblätter in der Samenschale stecken; nur ihre basalen Teile, die Partieen, mit welchen sie

an dem Keimstengel angeheftet sind, verlängern sich etwas, so dass das junge Sprossspitzchen aus der Schale herausgeschoben wird und sich aufrichten kann (s. Fig. 96). Die Keimlinge der übrigen Waldbäume haben nach der Befestigung des Würzelchens im Boden die schwierige Aufgabe, ihre Keimblätter aus der Samenschale herauszuziehen, damit dieselben am Lichte ergrünen und sich an der Ernährungsarbeit beteiligen können. Das Herausziehen der Cotyledonen beginnt in dem Moment, in welchem in dem jungen Keimstengel die Empfindlichkeit gegen die Schwerkraft sich regt. Er strebt sich aufzurichten und würde dabei mit den Keimblättern die ganze Samenschale als Mütze in die Höhe heben, wenn er die Kraft hätte, die Last der sie bedeckenden Erde zu überwinden. Auch mancherlei besondere Einrichtungen gibt es, welche die Samenschale an der Erde festhalten. So durchbricht bei der Flatterrüster (*Ulmus effusa*, s. Fig. 97) die Keimlingswurzel den breiten Flügel der platt am Boden liegenden Frucht

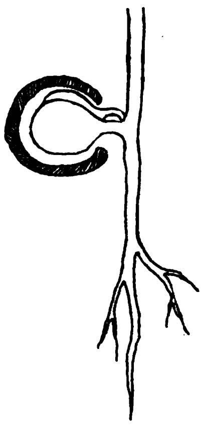


Fig. 96.

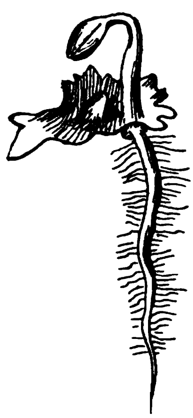


Fig. 97.



Fig. 98.

Fig. 96. Haselnusskeimling mit abgeschnittener Sprossspitze. Schematisch. Die Stiele der in der schraffiert gezeichneten Samenschale steckengebliebenen Keimblätter haben sich verlängert und dadurch das junge Sprösschen hinausbefördert.

Fig. 97. Keimling der Flatterrüster. Nach Klebs. Die angeschwollene Stelle an der Grenze zwischen Wurzel und Keimstengel hat den breit geflügelten Samen am Boden festgehalten und verhindert, sich mit den Cotyledonen in die Höhe heben zu lassen.

Fig. 98. Keimung der Pinie. *a* die Keimwurzel ist, in den noch eine Weile mitwachsenden Embryosack eingehüllt, aus dem Samen herausgetreten. In der Nähe der Austrittsstelle ist der Embryosack gerissen. *b* die Keimblätter haben die Samenschale, in welcher noch ein Rest des Nährgewebes sichtbar ist, mit in die Höhe gehoben. Nach Engler und Prantl.

mit einem Loche, in welchem dann die etwas verdickte Basis des Stengelchens sich festklemmt.[1]) Die Samenschale ist nun gleichsam an den Boden angenagelt und die Cotyledonen folgen allein dem Zuge des aufwärts wachsenden Keimstengels. Dieser krümmt sich knieförmig, während er jenen Zug ausübt und erreicht dadurch noch den Vorteil, mit dem Nacken die über ihm lastende Erde zu durchbrechen, statt mit der zarteren Spross-

[1]) Klebs, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung, Untersuchungen aus dem Tübinger botanischen Institut, herausg. von Pfeffer. Bd. I. XI. 1884.

spitze. Bei vielen Samen, z. B. den Koniferen (s. Fig. 98), geschieht es übrigens trotz alledem nicht selten, dass die Samenschale mit in die Höhe gehoben wird. Dies ist meist nachteilig für die junge Pflanze, weil nun die Befreiung der Keimblätter noch mühsamer ist und obendrein die emporgehobene Samenschale samt den darin steckenden Cotyledonarteilen gerne von Vögeln abgebissen wird.

Die gestaltlichen Abweichungen, welche die Keimblätter den späteren Blattgebilden gegenüber darbieten (s. Fig. 99) lassen sich zum Teil aus ihrer abweichenden Funktion erklären. Ihre Dicke und ihre geringe Flächenentwickelung lehren, dass sie, auch wo sie aus der Samenschale heraus ans Licht treten und ergrünen, in erster Linie Reservestoffbehälter und dann erst Assimilations- und Transpirationsorgane sind. Auch die den

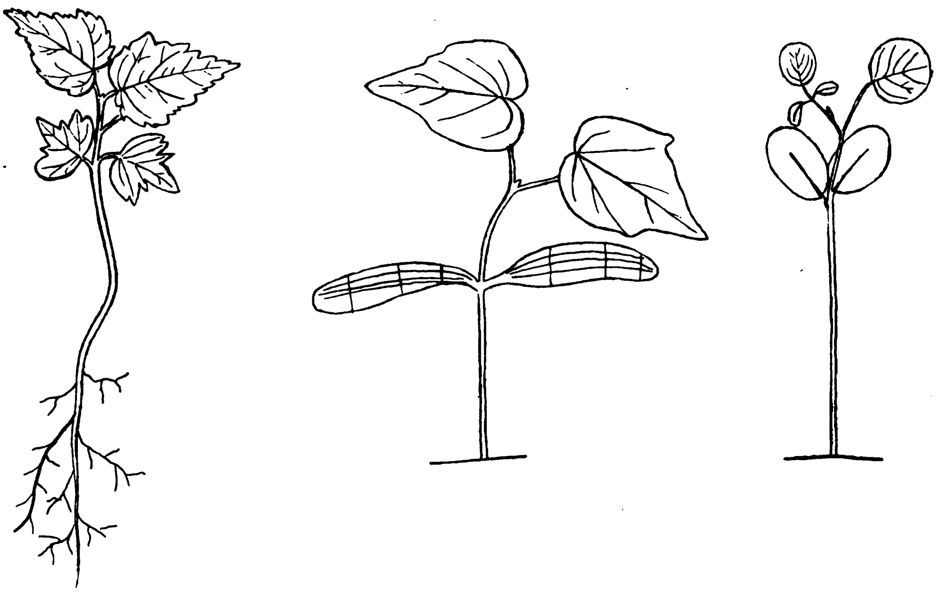


Fig. 99. Keimling der Linde (links), des Spitzahorn und der Robinie (rechts). Nach VON TUBEUF.

Cotyledonen oder Samenlappen folgenden Blattgebilde haben noch nicht die Gestalt der Blätter der erwachsenen Pflanze. Diese wird vielmehr erst allmählich erreicht. In manchen Fällen scheint diese Blattmetamorphose eine abgekürzte Wiederholung der Entstehungsgeschichte der betreffenden Arten zu sein, wie nach dem biogenetischen Grundgesetz im Tierreich so manche Züge der Entwickelungsgeschichte des Individuums die Entwickelungsgeschichte des betreffenden Tierstammes wiedergeben.

Die Anzahl der Keimblätter unserer Laubbäume beträgt in der Regel zwei, der Nadelbäume etwa sechs bis acht. In beiden Fällen sind dieselben quirlig (resp. gegenständig) angeordnet, auch wenn die späteren Blätter Spiralen bilden.

Die Cotyledonen der Nadelhölzer (s. Fig. 100) sind im allgemeinen nadelförmig, doch aber von den späteren Nadeln in mancherlei unterschieden. So z. B. tragen sie bei der Edeltanne die weissen, spaltöffnungsführenden

Längsstreifen auf der Oberseite, während dieselben an den späteren Nadeln auf der Unterseite erscheinen. An den Keimlingen der Kiefer finden wir über den Cotyledonen, auch noch am Gipfeltrieb des zweiten Jahres spiralig angeordnete einzelne Nadeln, während die späteren Langtriebe dieses Baumes doch nur unscheinbare Schuppen aufweisen, die Nadeln aber erst in deren Achseln an den bekannten Kurztrieben erscheinen. Erst im dritten Jahre beginnt die Verzweigung der Pflanze durch Entwickelung weniger Langtriebe aus quirlartig in der Nähe des Sprossendes gehäuften Achselknospen der nadelförmigen Keimlingsblätter.

Besonderes Interesse bieten die Keimlinge der Lebensbäume und ihrer Verwandten. Diese Pflanzen besitzen bekanntlich schuppige Blätter, welche fast ihrer ganzen Länge nach den Zweigen anliegen. Ganz anders die Keimpflanzen. Ihr Stengel trägt oberhalb der Cotyledonen bis in das zweite Jahr abstehende Nadeln und auch unter den ersten Seitenzweigen treten bei manchen Arten solche auf, welche statt der Schuppenblätter Nadeln aufweisen. Schneidet man solche benadelte Zweige ab und behandelt sie als Stecklinge, so wachsen sie zu stattlichen Sträuchern heran, welche eben-

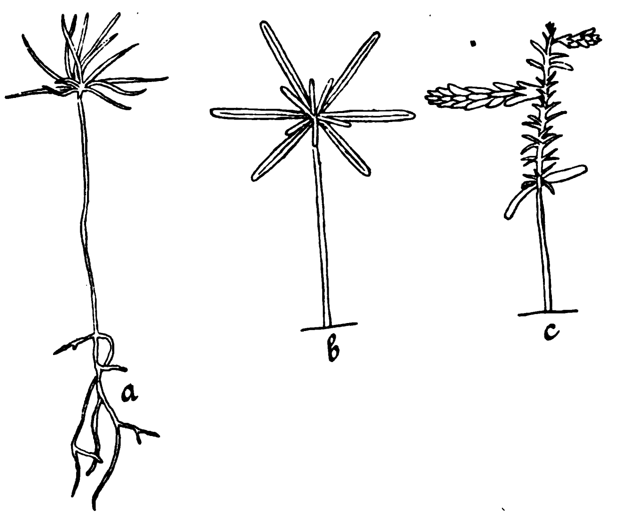


Fig. 100. *a* Keimling der Kiefer, *b* der Weisstanne, *c* eines cypressenartign Nadelholzes (*Thujopsis dolabrata*). Man sieht, dass der Hauptspross nach den Keimblättern Nadeln entwickelt. Seine Seitensprosse erst tragen die bei der erwachsenen Pflanze allein vorhandenen Schuppenblätter. Nach von Tubeuf.

falls nicht Schuppen, wie ihre Mutterpflanze, sondern Nadelblätter besitzen. Ja noch mehr. Ihre Fähigkeit, statt der Schuppen Nadeln zu erzeugen, erbt sich fort, so dass sie durch weitere Stecklinge vermehrt werden können. Von einzelnen dieser merkwürdigen Gewächse hat man sogar Früchte mit keimfähigen Samen erhalten, aus welchen allerdings wieder die beschuppten Mutterpflanzen hervorgingen.[1] Jene Sträucher und Bäume mit den Keimlingscharakteren sind unter dem Namen Retinospora als besondere Gattung in den Handel gekommen. Im Folgenden stelle ich nach Beissner,[1]) dem

---

[1]) Beyerinck. L. Beissners Untersuchungen bezüglich der Retinisporafrage. Bot. Ztg. 1890. 517.

wir die Klarstellung dieser Verhältnisse hauptsächlich verdanken, die verbreitetsten Retinosporen mit ihren Mutterpflanzen zusammen.

Mutterpflanze.	Uebergangsform.	Jugendform.
Thuja occidentalis	— *Th. occ. Ellwangeriana*	— *Th. occ. ericoides*
Biota orientalis	— *B. or. meldensis*	— *B. or. decussata*
Chamaecyparis pisifera	— *Ch. p. plumosa*	— *Ch. p. squarrosa*
Chamaecyparis sphaeroidea	— *Ch. sph. Andelyensis*	— *Ch. sph. ericoides.*

Auch bei Kiefern (*Pinus canariensis* und *Pinea*) ist es gelungen, durch Stecklingsabnahme Büsche zu erhalten, welche wie die Keimlinge spiralig gestellte Einzelnadeln trugen.

Ein äusserer Umstand, welcher die Erhaltung von Keimlingen in dem jugendlichen Beblätterungszustand verlängert, ist ungünstige Ernährung, und Beyerinck meint, dass vielleicht auch durch Kultur in Töpfen ohne jede Stecklingsabnahme Retinosporaformen erhalten werden könnten. Jedenfalls biete die Topfkultur ein ausgezeichnetes Mittel zur Gewinnung von Exemplaren, von denen Stecklinge mit Jugendcharakter sich abnehmen lassen.

Die Keimlinge der sommergrünen, im Herbst die Nadeln abwerfenden Lärche bilden nach Schenk[1]) bis etwa zum fünften Jahre neben gewöhnlichen einjährigen Nadeln auch solche, welche zwei Sommer überdauern, und Schenk ist geneigt, auch in dieser ökologischen Eigentümlichkeit eine Hindeutung auf Vorfahren unserer Lärche zu erblicken, welche, wie die Zedern immergrüne Nadeln besessen haben würden.

[1]) Sitzungsber. der Niederrhein. Ges. f. Natur- und Heilkunde zu Bonn. 1893.

Register

durch das Inhaltsverzeichnis nicht bequem aufzufindender Sachen.

E.

F.

G.

H.

I. J.

K.

L.

M.

N.

O.

P.

Q.

R.

S.

T.

U.

V.

W.

Z.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.